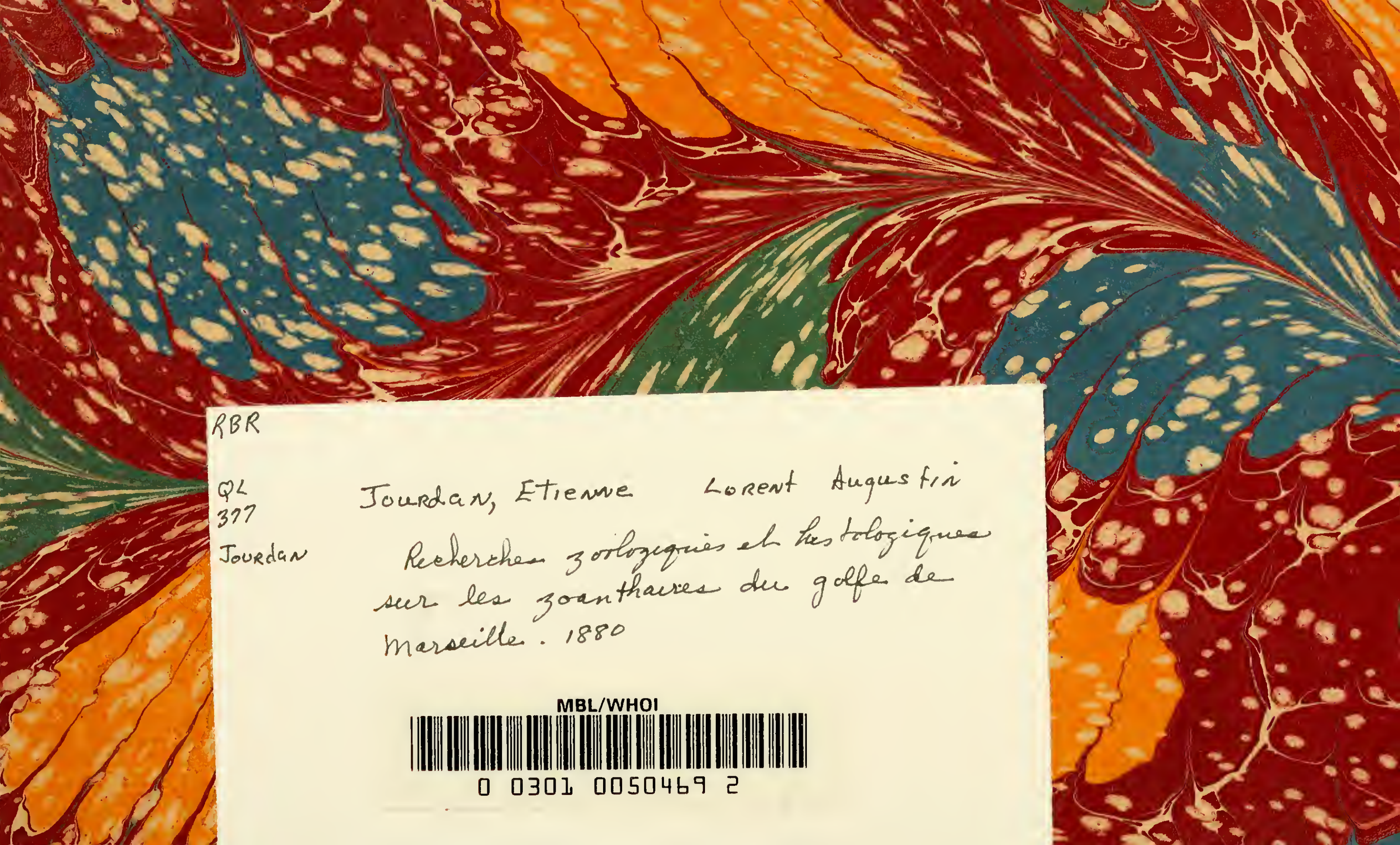





RBR
QL
377
Jourdan
Jourdan, Etienne Lorent Augustin
Recherches zoologiques et histologiques sur les zoanthaires du golfe de Marseille. 1880
MBL/WHOI
0 0301 0050469 2

Thomas JM Schopf

June 1968

RECHERCHES

SUR

LES POLYPES HYDRAIRES

(REPRODUCTION ET DÉVELOPPEMENT)

PAR

ANDRÉ DE VARENNE

DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PRÉPARATEUR AU LABORATOIRE DE PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE DU MUSÉUM.

PARIS

TYPOGRAPHIE A. HENNUYER

7, RUE DARCET, 7

1882

A MES MAITRES

M. H. DE LACAZE-DUTHIERS

MEMBRE DE L'INSTITUT

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS.

M. CH. ROUGET

PROFESSEUR-ADMINISTRATEUR AU MUSÉUM.

Hommage de respectueuse reconnaissance,

ANDRÉ DE VARENNE.

RECHERCHES

SUR

LA REPRODUCTION DES POLYPES HYDRAIRES

PAR ANDRÉ DE VARENNE
Préparateur au laboratoire de physiologie générale du Muséum.

INTRODUCTION.

Le nombre des auteurs qui se sont occupés des Hydraires est très considérable. Cela tient sans doute à l'intérêt qui s'attache à l'histoire de ces animaux, à l'importance et à l'originalité des premières découvertes dont ils ont été l'objet, et aussi à l'élégance de leurs formes et à la profusion avec laquelle ils sont répandus sur les rivages de la mer. Il est impossible, en effet, quand on parle des Hydraires, de ne pas rappeler les fameuses expériences de Trembley sur l'hydre d'eau douce.

D'un autre côté, quoi de plus intéressant que ces animaux qui se présentent sous des aspects si différents, puisque tantôt ce sont d'élégantes colonies fixées à des algues, aux rochers ou à d'autres corps étrangers, tantôt des méduses d'une délicatesse inimaginable ? Il y a bien là de quoi passionner l'esprit d'un naturaliste dans la question des générations alternantes.

Mais s'il a été publié beaucoup de travaux sur ces animaux, je dois ajouter que les opinions les plus diverses et les plus opposées ont été soutenues partout dans ces dernières années : il y a donc encore à faire.

D'ailleurs, quel est le sujet quelque épuisé qu'il paraisse, qui ne puisse fournir encore des résultats intéressants, lorsqu'on le reprend d'une façon sérieuse et qu'on l'envisage sous un point de vue différent de ceux traités jusqu'alors ?

C'est donc avec empressement que j'ai accepté de m'occuper de ce groupe, lorsque M. le professeur de Lacaze-Duthiers a bien voulu

me le proposer. Les Hydraires sont, comme bien d'autres animaux d'ailleurs, très richement représentés à Roscoff. A quelques pas du laboratoire, on trouve à marée basse plusieurs espèces de Campanulaires fixées sur les fucus et les rochers, ainsi que des Hydractinies et d'autres Tubulaires qui vivent en parasites sur les coquilles des Nasses.

Pendant les grandes marées, la moisson est bien autrement riche: on trouve alors en abondance des Campanulaires, des Plumulaires, des Hydractinies, etc.; au bout de quelques minutes on a facilement rempli ses bocaux et l'on a des matériaux pour plusieurs jours de travail.

Les espèces que l'on ne peut pas récolter à marée basse sont retirées, soit à l'aide de la gaffe avec les algues sur lesquelles elles sont fixées dans les endroits où l'eau est peu profonde, soit au moyen de la drague et du faubert, lorsque la profondeur est plus considérable.

J'ai obtenu ainsi à plusieurs reprises des *Lafoëa* et autres espèces fort rares. On trouve d'ailleurs réunies à Roscoff les espèces les plus variées. La pêche pélagique m'a aussi donné des résultats intéressants.

J'étais donc admirablement pourvu au point de vue des matériaux de travail: je ne l'étais pas moins bien au point de vue de l'installation du laboratoire.

C'est dans ces conditions exceptionnellement favorables que j'ai entrepris ce travail: je l'ai fait pendant les étés de 1880 et 1881. Pendant la saison d'hiver j'ai travaillé au laboratoire de la Sorbonne, et grâce aux envois réguliers faits de Roscoff, j'ai eu pendant tout le temps des animaux vivants dans des cuvettes. C'est donc avec bien du plaisir que je saisis l'occasion d'exprimer ici à M. le professeur de Lacaze-Duthiers toute ma reconnaissance.

Pendant ces deux années, mes recherches ont porté principalement sur l'origine et le développement des éléments sexuels mâles et femelles étudiés parallèlement chez plusieurs espèces qui avaient les unes des sporosacs toujours fixés à la colonie, les autres des demi-méduses, c'est-à-dire des méduses bien développées, mais restant toujours fixées à la colonie, les autres enfin des méduses libres.

J'ai suivi le développement de l'œuf fourni par la méduse chez une espèce abondante qui vit en parasite sur la coquille de la Nasse

et qui possède des méduses libres ; car si l'on connaît tout le développement de l'œuf chez les espèces qui ont des sporosacs toujours fixés au polype, il n'en est pas de même chez les espèces qui ont des méduses.

Le cycle complet du développement n'a dans ce cas été fermé que pour un très petit nombre d'espèces et encore reste-t-il bien des lacunes.

J'ai consacré aussi quelque temps à l'étude de l'organe appendiculaire de la *Campanularia angulata*, et à quelques autres questions secondaires.

CHAPITRE PREMIER.

DE L'ORIGINE ET DU DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF.

La plupart des naturalistes qui se sont occupés des Hydraires dans ces dernières années, ont abordé la question de l'origine des éléments sexuels[1]. Malgré cela, la diversité d'opinions la plus complète règne encore à ce sujet. Je pourrais exposer les divers travaux qui ont paru par ordre chronologique : je préfère grouper ensemble les opinions qui se rapprochent le plus.

Je serai bref dans cet aperçu historique : je m'étendrai davantage sur ces travaux en exposant mes recherches personnelles.

Voici quelle est la question : les œufs et les spermatozoïdes proviennent-ils de l'endoderme ou bien de l'ectoderme, ou bien enfin proviennent-ils les uns de l'endoderme, les autres de l'ectoderme ?

Kolliker[2] est d'avis que les œufs et les spermatozoïdes proviennent tous deux de l'endoderme. Hæckel partage la même opinion[3] à la suite de ses recherches sur les Géryonides. Allman[4] pense que les

[1] Quoique dans ce chapitre je ne parle que de l'œuf, je trouve plus logique et plus clair de ne pas séparer la bibliographie des éléments sexuels mâles et femelles; j'exposerai donc aussi l'historique des recherches faites sur l'origine des spermatozoïdes.

[2] KOLLIKER, *Icones histologicæ*, part. II, 1866.

[3] HÆCKEL, *Die Familie der Russelquallen (Medusæ Geryonidæ), Jenaïsche Zeitschrift für Naturwissenschaft*, Bd. I, 1864.

[4] ALLMAN, *A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids, Ray. Society*, part. I, 1871, p. 149.

éléments sexuels mâles et femelles sont d'origine endodermique : « Il n'est pas facile, écrit-il, de dire d'abord si les éléments sexuels ont leur origine dans l'ectoderme ou dans l'endoderme... Cependant, par de favorables observations que j'ai réussi à faire sur certaines espèces d'Hydraires, je me suis convaincu que la vraie origine des œufs et des spermatozoïdes est dans l'endoderme, tandis que l'ectoderme sert seulement comme un sac qui enveloppe et protège les éléments sexuels jusqu'au moment où ils atteignent une maturité suffisante pour être mis en liberté. »

Claus [1], après avoir étudié les Acalèphes, partage la même opinion.

Korotneff [2], dans ses recherches sur la Lucernaire, pense que la couche endodermique fournit les éléments reproducteurs.

Merejkowsky [3], qui a étudié le développement de l'œuf dans les méduses du genre *Eucope*, pense qu'il provient de l'endoderme.

Voici maintenant quels sont les partisans de l'origine ectodermique des éléments sexuels. Ce sont : Huxley, qui ne se prononce pas positivement dans un premier travail [4], mais qui, quelques années plus tard, dans un second travail [5], semble incliner en faveur de l'origine ectodermique des œufs et des spermatozoïdes ; Keferstein et Ehlers [6] ; Claus, chez les Siphonophores [7], Kleinenberg, dans sa belle monographie de l'Hydre [8] ; F. E. Schultze, chez le *Cordylophora lacustris* et la *Syncoryne Sarsii* [9] ; Grobben [10], chez la *Podoco-*

[1] Claus, *Studien über Polypen und Quallen der Adria. I Acalephen. Denkschriften der Wiener Akad. Math. nat.*, XXXVIII, Bd. I.

[2] Korotneff, *Histologie de l'Hydre et de la Lucernaire* (*Arch. de Zool. expér.*, t. V, 1876).

[3] Merejkowsky, *Sur l'origine et le développement de l'œuf dans la Méduse Eucope avant la fécondation* (*Comptes rendus*, XC, 1880).

[4] Huxley, *On the Anatomy and Affinities of the Medusæ* (*Philosophical Transactions*, 1849), traduit par J. Haime, dans les *Ann. sc. nat.*, 3e série, t. XV, 1851).

[5] Huxley, *The Oceanic Hydrozoa* (*Ray. Society*, 1858).

[6] Keferstein et Ehlers, *Zoologische Beiträge*.

[7] Claus, *Neue Beobachtungen über die structur und Entwickelung der Siphonophoren* (*Zeitsch. für wiss., Zool.*, Bd. XII), et dans *Ueber Physaloptera hydrostatica* (*Zeitschr. für wiss. Zool.*, Bd. X).

[8] Kleinenberg, *Hydra, Eine anatomisch-entwickelungsgeschichtliche Untersuchung*, Leipzig, 1872.

[9] F.-E. Schultze, *Ueber den Bau und die Entwickelung von Cordylophora lacustris*, Leipzig, 1871, et *Ueber den Bau von Syncoryne Sarsii*, Leipzig, 1873.

[10] Grobben, *Ueber Podocoryne carnea* (*Sitzungs berichte der Wiener Akademie der Wissenschaften*, LXXII).

ryne carnea, O. et R. Hertwig, chez les Méduses [1]; enfin, Ciamician dans la *Tubularia mesembryanthemum* [2].

En 1874, paraît un très intéressant mémoire de E. van Beneden [3]. Ses recherches ont principalement porté sur *l'Hydractinia echinata* et la *Clava squamata*. Il conclut de ses observations : que les œufs proviennent de l'endoderme et sont primitivement de simples cellules endodermiques ; que le testicule et les spermatozoïdes se développent aux dépens d'un organe qui est un bourgeon de l'ectoderme qui s'étend en forme de croissant et refoule l'endoderme au sommet du sporosac. Cet organe testiculaire se forme par invagination : son pédicule se rompt bientôt et il finit par se trouver entouré de toutes parts par les éléments endodermiques. Dans le gonosome femelle, on rencontre un organe testiculaire rudimentaire qui paraît au sommet du sporosac, lorsque tous les œufs sont formés. Dans le gonosome mâle, on trouve certaines cellules qui tendent à se différencier ; les ovules se trouvent donc aussi chez le mâle. De là, l'auteur conclut à l'hermaphrodisme morphologique de chaque gonosome. Il généralise ensuite et étend ses observations aux animaux supérieurs. Pour Ed. van Beneden, l'endoderme représente le feuillet femelle, l'ectoderme le feuillet mâle, et la fécondation consiste dans l'union d'une cellule de l'endoderme différenciée avec un certain nombre de spermatozoïdes provenant de l'ectoderme.

Pour le moment, j'expose seulement les recherches qui ont été faites et je n'entre dans aucune discussion : je me réserve de revenir plus tard sur ces observations et sur les conclusions qu'on peut en tirer.

Koch partage l'avis de E. van Beneden [4]. Bergh, chez la *Gonothyræa Loveni* [5], pense que les œufs proviennent de l'endoderme et les spermatozoïdes de l'ectoderme. Enfin, en 1880, M. Fraipont étu-

[1] O. et R. Hertwig, *Der organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie*, Iena, 1878.

[2] Ciamician, *Zur Frage über die Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden* (*Zeitsch. fur wiss. Zool.*, XXX, 1878), et *Ueber den eneren Bau und die Entwickelung von Tubularia mesembryanthemum* (*Zeitsch. fur wiss. Zool.*, XXXII, 1879).

[3] Ed. van Beneden, *De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire; caractère sexuel des deux feuillets primordiaux de l'embryon ; hermaphrodisme morphologique de toute individualité animale; essai d'une théorie de la fécondation* (*Bull. de l'Acad. de Bruxelles*, t. XXXVII, 1874).

[4] Koch, *Mittheilungen über Cœlenteraten* (*Morph. Jahrb.*, II, 1876).

[5] Bergh, *Studien über die erste Entwickelung des Eies von Gonothyræa Loveni* (*Morphologisches Jahrbuch*, Leipzig, V, 1879).

die la *Campanularia angulata* et la *C. flexuosa;* il conclut que les œufs se développent aux dépens de l'endoderme, les spermatozoïdes aux dépens de l'ectoderme [1].

La quatrième opinion a été soutenue par Ciomician [2]. Il prétend que, chez *l'Endendrium ramosum*, les œufs proviennent de l'ectoderme et les spermatozoïdes de l'endoderme.

Korotneff a cherché à concilier ces différentes opinions, et pour lui les éléments reproducteurs mâles et femelles proviennent du mésoderme « en tant que les éléments du dernier feuillet se trouvent indifféremment d'un côté et de l'autre de la membrane élastique [3]. » M. Fraipont fait remarquer avec beaucoup de raison que c'est enlever à la lamelle intermédiaire toute signification, et que c'est une manière peu heureuse d'expliquer les divergences d'opinions auxquelles on est arrivé.

Jusqu'à ce moment c'est toujours dans les gonophores, c'est-à-dire dans les bourgeons sexuels considérés comme représentant les individus sexués, que l'on a observé l'origine et le développement des œufs et des spermatozoïdes. Ces gonophores restent tantôt toujours fixés au polype sur lequel ils ont bourgeonné et sont alors de simples sporosacs, comme Allman les appelle, tantôt au contraire, ils se détachent à un moment donné du polype, deviennent ainsi indépendants, nagent librement et constituent une véritable méduse. C'est sur eux que tous les efforts se sont concentrés jusqu'à présent, et c'est à leur sujet que toutes les discussions et toutes les divergences d'opinions signalées plus haut se sont élevées. Cela se conçoit aisément, puisque tandis que l'on considère ces bourgeons sexuels (sporosacs ou méduses) comme représentant la génération sexuée, les polypes ou les formes polypoïdes sur lesquelles ils bourgeonnent sont regardés comme représentant la génération asexuée. Ce sont là les deux termes des générations alternantes, et il est tout naturel que l'on ne se soit pas attaché à observer l'origine et le développement des produits sexuels ailleurs que chez les individus considérés comme sexués.

Cependant quelques auteurs avaient déjà signalé la présence

[1] Fraipont, *Recherches sur l'organisation histologique et le développement de la Campanularia angulata* (*Archives de Zool. exp.*, t. VIII, 1880).

[2] Ciamician, *Zur Frage über die Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden* (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XXX, p. 507, 1878).

[3] Korotneff, *op. cit.*, p. 399.

d'œufs ailleurs que dans l'intérieur de ces bourgeons sexuels ; mais ils n'avaient attaché à ce fait qu'un médiocre intérêt.

En effet, F.-E. Schulze [1], dans un travail sur le *Cordylophora lacustris*, dit qu'il a observé dans les tissus des rameaux et du tronc d'une colonie femelle, de très grosses cellules à protoplasma granuleux renfermant un très gros noyau et ressemblant beaucoup à de véritables œufs.

Allman, dans sa magnifique monographie des Tubulaires [2], dit que chez tous les Hydraires les éléments sexuels naissent entre l'endoderme et l'ectoderme, et, sauf une seule exception, sont toujours formés dans les parois d'un organe strictement homologue avec le manubrium d'une méduse gymnophthalme. L'exception à laquelle il fait allusion se rapporte à la *Sertularia pumila* et à une ou deux autres espèces du même genre chez lesquelles des œufs naissent dans le blastostyle. En effet, d'après cet auteur, dans la *Sertularia pumila* un gonophore solitaire qui renferme comme d'habitude des œufs ou des spermatozoïdes bourgeonne comme dans les autres cas, sur un blastostyle. Cependant, dans les colonies femelles, des corps sphériques renfermant un noyau et qui ressemblent énormément à de jeunes œufs, se rencontrent dans les parois du blastostyle lui-même, et semblent se trouver entre l'endoderme et l'ectoderme. L'auteur n'a pas réussi à suivre d'une manière satisfaisante le développement de ces corps ni leur destination ; mais il pense que les vrais gonophores bourgeonnent sur cette partie du blastostyle dans laquelle on rencontre ces corps à noyau, et que ceux-ci, comme de jeunes œufs, passent du blastostyle dans l'intérieur du gonophore qui bourgeonne où ils occupent naturellement leur position normale, entre l'endoderme et l'ectoderme d'une organe qui représente le manubrium d'une méduse.

Un peu plus tard, Ed. van Beneden signale chez l'*Hydractinia echinata* [3], la présence d'ovules dans la région germinative, c'est-à-dire dans la partie du polype où doivent se développer les bourgeons sexués, avant l'apparition des premiers sporosacs. Ces ovules sont dans l'épaisseur de l'endoderme. Au début les sporosacs ne sont que de simples diverticulums des parois du corps du polype : puis l'œuf

[1] F.-E. Schulze, *op. cit.*

[2] Allman, *op. cit.*, p. 148 et suiv.

[3] Ed. van Beneden, *op. cit.*

est expulsé de l'endoderme et refoulé entre celui-ci et la membrane sans structure qui le sépare de l'ectoderme. Il faut remarquer que les deux auteurs que je viens de citer signalent la présence d'ovules non pas dans les tissus mêmes de la colonie, dans le *cœnosarc*, mais seulement dans les parois du blastostyle. En tous cas, Ed. van Beneden indique très nettement que les œufs sont primitivement de simples cellules endodermiques et qu'ils se trouvent déjà différenciés dans l'épaisseur de l'endoderme avant que les sporosacs aient commencé à se former. Mais, pour ce naturaliste, une partie seulement des jeunes œufs qui se trouvent primitivement dans le sporosac atteignent leur maturité : les autres sont des œufs avortés.

M. Fraipont signale la présence d'œufs, en voie de développement dans l'endoderme du pédicule du gonangium femelle et même dans l'endoderme des rameaux primaires et secondaires et des stolons dans la *Campanularia angulata* et la *C. flexuosa*. Mais, pour cet auteur, ces œufs, en voie de développement dans le pédicule du gonangium, dans les rameaux et les stolons, n'arrivent jamais à maturité, ou plutôt se trouvent dans de telles conditions que la fécondation ne serait pas possible alors même qu'ils arriveraient à maturité [1]. Tout en tirant la conclusion que la sexualité n'est pas exclusivement dévolue à un point déterminé de l'endoderme, mais comporte tout le feuillet, il semble dire que ces œufs sont constamment destinés à avorter.

A partir de ce moment la question change de face et semble ramenée à sa voie véritable.

En 1880, M. Goette [2] signale une espèce nouvelle de polype hydraire, l'*Hydrella ovipera*, qui présente la particularité de développer ses œufs aux dépens des cellules endodermiques dans la tige elle-même. C'est là qu'ils arrivent à leur développement ultérieur, au lieu d'être entraînés dans un gonophore, tandis que la partie qui reste de l'endoderme s'atrophie.

A la même époque, M. Weismann étudiait cette question de l'origine des éléments sexuels chez plusieurs espèces d'Hydraires et tirait la conclusion que tandis que les œufs proviennent de l'endoderme, les spermatozoïdes proviennent tantôt de l'endoderme et tantôt de l'ectoderme, suivant les espèces [3]. Très peu de temps après, il publiait

[1] Fraipont, *op. cit.*, p. 454.

[2] Goette, *Zool. Anzeiger*, 1880, p. 352.

[3] Weismann, *Zur Frage nach dem Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden* *Zool. Anz.*, III, n° 55, p. 226, 1880).

une nouvelle note dans laquelle il exposait le résultat de ses recherches sur la *Plumularia echinulata*[1].

Suivant ce naturaliste les gonanges mâles ou femelles se développent en certains points de la tige. On rencontre avant tout un petit nombre de cellules ovariennes ou séminales dans l'endoderme, avant que rien indique la présence d'un organe reproducteur. Autour de ces organes reproducteurs primitifs, l'ectoderme se modifie d'une manière remarquable : il se développe des cellules spéciales qui contiennent dans leur portion extérieure un fluide qui probablement est le produit d'une sécrétion et détermine un gonflement des parties voisines du périsarc. Il apparaît en un point une fente qui grandit et à travers celle-ci croissent des cellules ectodermiques et endodermiques recouvertes par le périsarc. Un gonangium se trouve ainsi développé.

Weismann ajoute que ce mode de formation n'existe pas chez tous les Hydraires : dans un cas, les cellules sexuelles naissent dans le parenchyme de la colonie, dans le cœnosarc d'Allman, et les individus reproducteurs sont ainsi d'origine secondaire : il appelle origine cœnosarcale cette formation de cellules sexuelles dans le cœnosarc, et il désigne sous le nom d'Hydraires cœnogones les espèces qui appartiennent à ce premier type. Dans un second cas, les cellules sexuelles se forment seulement dans les bourgeons sexués et ces individus reproducteurs sont par conséquent d'origine primaire ; il appelle origine blastoïdale cette formation de cellules sexuelles dans les bourgeons sexués, et Hydraires blastogones les espèces qui appartiennent à ce second type.

Dans une note encore plus récente, le même auteur indique que dans le genre *Eudendrium* les œufs se développent dans le cœnosarc de la tige aux dépens des cellules de l'endoderme[2]. Pendant l'été de l'année 1880, en étudiant les Campanulaires et les Plumulaires sur les côtes de Bretagne, au laboratoire de Roscoff, j'ai été amené à m'occuper de la question de l'origine des éléments sexuels chez ces animaux : sans avoir connaissance des recherches de M. Weismann qui ne furent, en effet, publiés qu'un peu plus tard, je suis arrivé en même temps que ce naturaliste à des résultats identiques pour deux espèces,

[1] Weismann, *Ueber den Ursprung der Geschlechtszellen Hydroiden* (*Zool. Anzeiger*, n° 61, 1880, p. 367).

[2] Weismann, *Dei Entstehung der Eizellen in der Gattung Endendrium* (*Zool. Anzeig.*, mars 1881, n° 77).

la *Campanularia flexuosa* et pour une variété de la *Plumularia echinulata*, que j'ai trouvée à Roscoff. Je n'ai pas publié mes observations dès 1880, voulant les étendre à d'autres espèces, à cause de l'intérêt qu'il me semblait y avoir à étudier parallèlement des espèces qui avaient leur génération sexuée représentée par des sporosacs toujours fixés au polype et d'autres qui avaient des méduses libres.

Pendant que j'étais occupé à la rédaction de ce travail, a paru un nouveau mémoire de M. Weismann[1]. C'est le développement des observations contenues dans les trois notes que je viens de citer auxquelles il a ajouté quelques autres observations : je ne m'arrête pas pour le moment sur ce travail, car j'ai communiqué à l'Académie des sciences, avant qu'il paraisse, les principaux résultats auxquels m'ont conduit mes recherches sur le même sujet[2]. Ma première note a été insérée aux *Comptes rendus de l'Académie des sciences* le 16 août 1881. Je me permets de rappeler ce détail, car M. Weismann n'en parle pas dans son mémoire.

Je vais maintenant exposer mes recherches personnelles en suivant l'ordre des espèces que j'ai successivement observées : j'ai en effet commencé par des espèces qui ont leurs individus sexués toujours fixés à la colonie sur laquelle ils bourgeonnent : ce sont de simples sporosacs ; j'ai ensuite étudié une espèce fort intéressante par ce fait que ces individus sexués ne sont plus seulement des diverticulums en cul-de-sac de la paroi du corps du polype comme dans le cas précédent ; ici la complication est bien plus grande : les individus reproducteurs présentent une ombrelle, des canaux rayonnants dans les parois de cette ombrelle, des tentacules filiformes et, après avoir passé un certain temps dans l'intérieur de la gonothèque ou capsule, c'est-à-dire dans cette enveloppe chitineuse commune à un certain nombre de ces individus reproducteurs, finissent par sortir de cette capsule quand les produits sexuels qu'ils renferment approchent de leur maturité. On les trouve, en effet, à ce moment en dehors de la capsule et à son sommet, où ils ne sont plus retenus que par une sorte de pédicule qui les relie au blastostyle et par l'intermédiaire duquel ils sont en communication avec le reste de la colonie. Dans ce cas, ces individus sexués ou gono-

[1] Weismann, *Observations sur l'origine des cellules sexuelles des Hydroïdes* (*Ann. sc. nat.*, 6e série, t. XI).

[2] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1881, 2e semestre, nos 7 et 24, p. 345 et 1032.

phores sont presque des méduses; mais ils restent encore fixés pendant toute leur existence au sommet du gonange, ils ne deviennent jamais libres: on leur a donné le nom de demi-méduses pour rappeler cette particularité; c'est une forme intermédiaire entre les espèces qui ont des gonophores toujours fixés ou des sporosacs ordinaires et celles qui ont des méduses libres; ce sont ces dernières que j'ai étudiées en dernier lieu.

§ 1. *Campanularia flexuosa.*

Cette espèce dont les colonies ont habituellement 1 centimètre de hauteur, quelquefois 1 centimètre et demi ou 2 centimètres, est extrêmement commune. A Roscoff on la trouve à la grève sur presque toutes les touffes de *fucus* en très nombreuses colonies; souvent encore, mais plus rarement cependant, elle est directement fixée sur les cailloux et les blocs de granit. Son abondance me l'a rendue extrêmement précieuse: je pouvais me la procurer soit à la basse mer, à la grève, soit même presque en tout temps, excepté au moment de la haute mer, sur la petite jetée qui sert de lieu d'embarquement pour aller à l'île de Batz. Là, je n'avais qu'à cueillir presque au hasard quelques feuilles de fucus fixées sur les blocs de granit qui forment la base de cette jetée et je revenais toujours avec une riche moisson. Rien n'est plus gracieux que cette espèce observée au microscope à un faible grossissement, lorsque les individus nourriciers sont épanouis et étendent leurs tentacules en les agitant lentement. La transparence admirable de la colonie permet de suivre les phénomènes les plus intimes qui se passent à l'intérieur. Les bourgeons sexués naissent sur la tige à l'aisselle des rameaux et restent toujours fixés à la colonie: ce sont des *sporosacs*, pour se servir de la nomenclature introduite dans la science par Allman. Un gonangium contient en général 8 ou 10 sporosacs alternant de côté et d'autre du blastostyle et renfermant chacun un œuf. Ils sont situés par ordre de maturité sur le blastostyle, les plus mûrs au sommet, les moins mûrs à la base. Une enveloppe commune chitineuse (gonothèque ou capsule) protège ces sporosacs[1].

[1] J'emploie ici le mot *gonangium* dans le même sens que M. Fraipont et M Weismann pour désigner un ensemble qui comprend le blastostyle, les gonophores qui bourgeonnent sur ce blastostyle et une enveloppe chitineuse commune qui recouvre

Jusqu'à présent on pense que les œufs prennent naissance dans l'intérieur de ces sporosacs, que l'on considère, en effet, comme les individus sexués. Cependant, en m'occupant de l'histologie de cette espèce, j'ai trouvé en très grande abondance, non seulement dans les gonangiums, mais dans les tissus de la tige elle-même et dans les stolons qui fixent les colonies aux corps étrangers, des cellules volumineuses à contenu granuleux avec un énorme noyau plus clair et plus réfringent. Ce sont de véritables œufs. C'est au moyen de dissociations que l'on arrive à mettre ces cellules particulières en évidence ; on peut, avec un peu d'attention, les observer, sans aucun réactif, dans les tissus vivants ; mais elles échappent cependant souvent à cause de leur très grande transparence, et il faut, dans ce cas, que ce soit leur noyau volumineux qui révèle leur présence. La méthode qui m'a donné les meilleurs résultats a été l'emploi de l'acide acétique extrêmement étendu.

Au bout de quelques heures, les éléments cellulaires sont parfaitement isolés; il suffit d'agiter légèrement la préparation à l'aide d'une aiguille à dissection, et l'on a une bonne dissociation. Il est alors très facile de retrouver les éléments dont je parlais plus haut; on les distingue d'abord à cause de leur grandeur, bien plus considérable que celle des autres cellules, et ensuite par l'aspect opaque qu'elles ont pris sous l'influence du réactif. Il n'y a plus aucun doute possible ; ce sont de véritables œufs en voie de développement, avec une vésicule germinative et une tache germinative très nettes.

M. Fraipont a déjà indiqué[1] la présence de ces œufs dans le pédicule des gonangiums, dans l'endoderme des stolons au voisinage de ces pédicules et même dans l'endoderme des rameaux primaires et secondaires chez l'espèce dont nous nous occupons; mais, bien qu'il reconnaisse parfaitement que ces cellules plus volumineuses sont des œufs en voie de développement, il dit que ces œufs situés soit dans le pédicule du gonangium, soit dans les stolons au voisinage du pédicule des gonangiums, soit enfin dans les rameaux, n'arriveront jamais à maturité, ou plutôt qu'ils se trouvent dans des conditions telles, que la fécondation ne serait pas

le tout ; car pour Allman, le gonangium désigne uniquement une enveloppe chitineuse et serait par conséquent synonyme des mots gonothèque ou capsule. Nous n'emploierons pas ce mot dans ce sens, bien qu'en général nous nous servions de la nomenclature d'Allman.

[1] Fraipont, *op. cit.*, p. 454.

possible, alors même qu'ils arriveraient à maturité. J'avoue que, même à première vue, il m'a été impossible de partager cette opinion. Si l'on trouvait quelques œufs seulement isolés dans les tissus de la colonie, on pourrait peut-être admettre avec l'auteur que je cite cette conclusion que « la sexualité n'est pas exclusivement dévolue à un point déterminé et restreint de l'endoderme, mais comporte tout le feuillet ; » mais la présence de ces œufs dans les pédicules des gonangiums et dans l'endoderme de la tige, bien loin d'être un fait exceptionnel, est, au contraire, un fait absolument constant, et c'est en très grande quantité que l'on trouve ces œufs en voie de développement ailleurs que dans les gonangiums.

En faisant les dissociations dont je viens de parler à l'aide de l'acide acétique très étendu, je trouvais des œufs en telle quantité dans les tissus de la colonie, que j'ai commencé par me demander si réellement ces œufs appartenaient bien à l'espèce que nous étudions ou s'ils n'auraient pas été déposés là par quelques animaux parasites de ces colonies. J'avais un moyen bien simple de vérifier ce fait ; en effet, en prenant des colonies de *C. flexuosa* mâles et femelles, je me suis assuré, chez un grand nombre de ces colonies, que l'on rencontrait constamment ces œufs en voie de développement dans les colonies femelles, tandis qu'ils manquaient toujours dans les colonies mâles, ce qui n'aurait pas eu lieu si ces œufs appartenaient à d'autres animaux parasites, puisque, au point de vue de la taille, de l'habitat, etc., les colonies mâles et femelles sont semblables et offriraient, par conséquent, les mêmes avantages à des animaux parasites. De plus, au lieu de faire des dissociations comme celles que j'ai indiquées qui isolaient les éléments cellulaires les uns des autres, mais sans conserver leurs rapports entre eux, j'ai eu recours à des dissociations sur place, c'est-à-dire qu'après avoir placé une colonie femelle vivante sur une lame de verre et l'avoir recouverte d'un couvre-objet, je faisais agir le réactif sous le microscope même, de telle façon que les divers éléments, sans être complètement isolés, devenaient très faciles à distinguer et restaient cependant à la place qu'ils occupaient primitivement dans la colonie vivante. En opérant ainsi, le doute n'est plus possible, et j'ai de nombreuses préparations microscopiques dans lesquelles on voit ces jeunes œufs en place à divers états de développement, qui occupent une partie considérable de la couche endodermique de la colonie.

Un fait absolument incontestable est que ces jeunes œufs sont des cellules de l'endoderme différenciées et que l'on trouve tous les passages entre une cellule de l'endoderme ordinaire et un œuf bien développé.

Les cellules ordinaires de l'endoderme sont cylindriques ou cubiques; le protoplasma est granuleux et elles renferment un noyau ovale pourvu lui-même d'un ou deux nucléoles. Ces cellules de l'endoderme sont terminées par une surface plane à l'extrémité par laquelle elles s'appliquent contre la lamelle intermédiaire; au contraire, à leur extrémité libre elles sont arrondies et terminées par un flagellum qui s'agite librement dans la cavité digestive de la colonie. Ce sont ces flagellums des cellules de l'endoderme qui produisent cette circulation fort active que l'on remarque aussitôt que l'on observe une de ces colonies à un grossissement suffisant. Le premier degré dans la différenciation de ces cellules est une augmentation dans leur volume; en même temps la cellule perd son flagellum, tend à s'arrondir et à prendre des dimensions à peu près égales dans tous les sens, tandis qu'avant elles étaient plus hautes que larges. On rencontre encore cependant à cet état des contours anguleux et l'on reconnaît encore la forme générale d'une cellule endodermique. Le noyau prend des proportions beaucoup plus grandes et devient plus réfringent. A des états de différenciation plus avancés, le volume augmente dans des proportions très considérables; la cellule s'arrondit et devient à peu près sphérique; le noyau, devenu la vésicule germinative, est énorme et très brillant; il renferme la tache germinative.

On comprend qu'entre une des cellules ordinaires de l'endoderme dont le volume est extrêmement faible et un œuf arrivé à maturité et relativement d'une taille considérable, il y ait une foule d'états intermédiaires sur lesquels je ne puis insister; qu'il me suffise d'établir que ces œufs en voie de développement proviennent d'une cellule endodermique différenciée et que la vésicule germinative semble provenir du noyau transformé, et la tache germinative du nucléole.

Ces cellules de l'endoderme différenciées se rencontrent à divers états de développement dans la tige des colonies et même, mais plus rarement, dans la partie qui fixe la colonie aux corps étrangers, et qu'Allman appelle l'*hydrorhize*.

Dans la tige elles sont très abondantes, dans les deux tiers inférieurs, c'est-à-dire dans la partie sur laquelle bourgeonnent surtout

les gonangiums. J'ai représenté[1] un des articles de la tige centrale d'une colonie sur laquelle on ne trouve pas de gonangiums, mais qui, cependant, a son endoderme presque complètement occupé par de jeunes œufs de tailles diverses. Ce fait n'est pas rare, et souvent j'ai trouvé dans une colonie qui ne portait qu'un ou deux gonangiums la tige occupée dans la plus grande partie de sa longueur par des ovules. Dans la figure que je donne, on peut voir des œufs en voie de développement à plusieurs états différents ; mais ils sont bien loin d'avoir atteint leur taille définitive ; quand ils seront arrivés à maturité ils seront douze ou quinze fois plus considérables.

La formation de ces cellules-œufs a lieu de bas en haut : elle commence dans les articles de la colonie situés en bas, et se continue en remontant dans la tige.

Un fait très intéressant est que l'on rencontre ces œufs dans la tige des colonies *avant qu'elles ne présentent aucune trace de bourgeons reproducteurs ou de gonangiums.* Au moment où les gonangiums paraissent, il y a toujours des œufs en voie de développement dans l'endoderme de la tige. Je n'ai jamais observé une seule exception à cette règle. J'insiste beaucoup sur ce fait, qui me permet de donner une explication nouvelle et que je crois seule exacte de l'origine des œufs et du développement des gonophores dans cette espèce. Il ne faut pas, en effet, oublier qu'un gonophore n'est d'abord qu'un cul-de-sac formé par les parois du corps du polype. Or, c'est dans la région du corps sur laquelle paraissent ces culs-de-sac que ces jeunes œufs sont le plus abondants dans la paroi endodermique du corps du polype. Si donc, au moment où les gonophores commencent à paraître, c'est-à-dire au moment où l'endoderme et l'ectoderme du polype commencent à former un diverticulum en cul-de-sac, qui grandira ensuite de plus en plus, l'endoderme de cette région du corps est en partie constituée par des cellules différenciées, ce diverticulum en cul-de-sac entraîne en se formant un certain nombre de ces jeunes œufs qui, primitivement, occupaient la paroi endodermique du corps du polype : ces jeunes œufs contribuent maintenant à former la couche interne, c'est-à-dire l'endoderme des jeunes gonophores qui se développent. Le même phénomène se reproduit chaque fois qu'il se forme un nouveau gonophore : le même endoderme, qui auparavant formait la couche interne des parois du corps

[1] Pl. XXXIII, fig. 1.

du polype, constitue maintenant la couche interne du diverticulum en cul-de-sac, c'est-à-dire du nouveau gonophore, et naturellement on y retrouve les mêmes cellules différenciées qui se trouvaient avant dans la couche interne du corps du polype lui-même. Telle est, sans aucun doute, l'origine des œufs que l'on rencontre dans les gonophores. On voit que ce phénomène est essentiellement différent de l'origine et des développements de l'œuf, tels qu'on les décrivait jusqu'ici. En effet, on admettait bien jusqu'à présent que le gonophore n'était primitivement qu'un diverticulum des parois du corps du polype ; mais on admettait aussi d'une manière formelle que les éléments sexuels se formaient toujours dans l'intérieur des gonophores et aux dépens de leurs tissus, et ne pouvaient se former que là. Le gonophore était l'individu sexué et comme je l'ai dit dans la partie historique de ce travail, la divergence d'opinions la plus complète existait au sujet de cette origine des éléments sexuels dans l'intérieur des gonophores ; car c'était toujours dans l'intérieur de ces gonophores bien développés que l'on cherchait à suivre l'origine et le développement des œufs par des coupes ou par l'observation directe : c'est pour cela que l'on regarde les gonophores comme les individus sexués, puisque l'on croit que ce sont eux qui seraient seuls capables de développer les éléments sexuels dans leur intérieur, aux dépens de leurs tissus, par opposition aux individus asexués ou aux polypes proprement dits, qui, eux, ne pourraient se reproduire que par bourgeonnement et seraient incapables de développer des œufs ou des spermatozoïdes. Tels sont, en effet, les deux termes des générations alternantes : le polype, qui représente la génération asexuée, et le gonophore (sporosac ou méduse), qui représente la génération sexuée.

Il me semble que, si ces observations sont exactes, elles doivent apporter une modification importante aux idées admises sur les générations alternantes : je crois que l'on ne peut pas admettre dans ce cas la génération alternante, telle, du moins, qu'on l'entend en opposant la sexualité des gonophores à la non-sexualité des polypes.

Après les phénomènes que je viens de décrire, il n'est pas étonnant que nous trouvions des œufs dans la tige au voisinage des gonangiums. Ceux qui se trouvent là sont même plus avancés que dans le reste de la tige, ce qui se conçoit, puisqu'ils passeront prochainement dans l'intérieur d'un gonangium pour achever leur dé-

veloppement. Il n'est pas rare même de trouver dans le pédicule des gonangiums de jeunes œufs qui sont en train de passer dans leur intérieur. Ce sont alors les témoins de l'exactitude des faits que j'avance ; car, en suivant ces jeunes œufs qui se trouvent dans le pédicule d'un gonangium, on voit bientôt qu'ils ne restent pas là stationnaires, mais qu'ils sont entraînés avec les tissus environnants dans l'intérieur même des gonophores, où ils achèvent leur développement.

Comme je l'ai déjà dit, dans l'intérieur d'un gonangium les œufs sont situés : les moins mûrs à la base et les plus mûrs au sommet. Souvent on rencontre au sommet des œufs fécondés et segmentés, tandis que ceux situés à la base du gonangium ne sont guère plus mûrs que ceux qui sont dans la tige.

J'appelle l'attention sur le fait suivant : les œufs situés dans la tige et les rameaux, étant des cellules de l'endoderme modifiées, ne cessent pas par le fait même de leur différenciation de faire partie de cette couche endodermique. Ils contribuent à former, chacun suivant son volume et son développement, cette couche qui ne comprend qu'une seule cellule en épaisseur. Chaque œuf est donc là en rapport d'un côté par sa face externe avec la lamelle intermédiaire, de l'autre par sa face interne avec la cavité digestive de la colonie qu'il contribue à délimiter. Dans le pédicule du gonangium, il en est encore de même et la cellule-œuf contribue encore à la délimitation de la cavité gastro-vasculaire. Mais à partir de la base du gonangium il n'en est plus ainsi : le jeune œuf est encore en contact avec la lamelle intermédiaire par sa face externe ; mais par sa face interne il n'est plus en contact immédiat avec le cavité gastro-vasculaire. On trouve au-dessous de lui et le séparant de cette cavité gastro-vasculaire une assise de cellules que nous ne rencontrions pas jusqu'alors.

M. Fraipont signale[1] la présence de cette assise de cellules dans la *C. angulata ;* mais il n'indique pas son origine. D'après les observations que j'ai faites, je crois que cette couche de cellules qui sépare l'œuf de la cavité gastro-vasculaire provient de la multiplication par division des cellules endodermiques non différenciées voisines et qui contribuaient à former avec lui la paroi endodermique du corps du polype. Les nouvelles cellules provenant de cette division conti-

[1] Fraipont, *op. cit.,* p. 455.

nuent sous l'œuf une couche endodermique de cellules non différenciées et l'œuf se trouve ainsi isolé à sa face interne par cette couche de cellules endodermiques de nouvelle formation, et à sa face externe par la lamelle intermédiaire qui le contourne.

Cette modification est intéressante, car, à partir de ce moment, cette assise endodermique nouvelle qui débute par une ou deux cellules quand l'œuf est à la base du gonangium, s'étend à mesure que son volume devient plus considérable, et elle ne cessera pas, jusqu'au moment où il sera mûr, de former une assise qui le sépare de la cavité gastro-vasculaire [1].

Nous trouvons donc dans le gonangium, au niveau de chaque gonophore, l'endoderme constitué par deux couches : 1° l'œuf ou la cellule endodermique différenciée qui primitivement constituait seule la couche endodermique à ce point; 2° la couche endodermique de nouvelle formation au-dessous de l'œuf; tandis que dans la tige, et même dans le pédicule du gonangium, la cellule-œuf constitue encore à elle toute seule la paroi endodermique à ce niveau [2] et intervient dans la délimitation de la cavité gastro-vasculaire.

J'insiste sur ce point ; nous en verrons toute l'importance surtout quand nous nous occuperons de l'origine des éléments sexuels mâles.

L'œuf, en grandissant, comprime de plus en plus la lamelle intermédiaire et l'ectoderme, qui finit dans la partie supérieure du gonangium par former une couche extrêmement mince ; cet ectoderme émet des prolongements qui le réunissent à la face interne du périsarc.

Dans les observations que je viens de citer, les unes sont beaucoup plus faciles à faire que les autres; il est aisé, en effet, de constater la présence des œufs dans l'endoderme de la tige et à la base des gonangiums arrivés déjà à un certain développement; mais, à cause de la rapidité très grande avec laquelle ces gonangiums se développent, il est difficile d'assister à l'apparition et aux premiers moments de la formation de ces gonophores, qui sont cependant les plus intéressants, puisqu'ils permettent seuls d'affirmer que les œufs que l'on trouve dans les gonangiums et les gonophores ne sont pas nés dans leur intérieur, mais proviennent de cellules endodermiques diffé-

[1] Pl. XXXIII, fig. 2.

[2] FRAIPONT, *op. cit.*, pl. XXXIII, fig. 9 et 10.

renciées du cœnosarc du polype lui-même. Nous allons voir maintenant une autre espèce chez laquelle il est beaucoup plus facile d'assister aux premiers débuts de la formation d'un gonangium.

§ 2. *Plumularia echinulata.*

J'ai trouvé abondamment à Roscoff une espèce qui ressemble beaucoup, à première vue, à la *Plumularia echinulata* (Lam.) décrite par Hincks [1], mais qui, lorsqu'on l'observe attentivement, en diffère cependant par certains caractères bien tranchés. Je ne trouve pas ces caractères assez importants pour en faire une espèce nouvelle, mais je crois qu'il y a lieu de créer une variété.

Cette espèce [2] a trois nématophores comme dans l'espèce décrite par Hincks, un au-dessous de chaque calyce, un au-dessus et un à l'aisselle de chaque rameau ; de plus, les articles sont effilés en fuseau à la base et semblent s'emboîter dans l'extrémité supérieure élargie de l'article précédent. Les calyces ont la même forme que ceux de la *Plumularia echinulata* ordinaire ; mais nous trouvons dans l'espèce que nous rencontrons abondamment à Roscoff, sur les laminaires de l'herbier et sur les fucus, un article intermédiaire entre deux calyces comme celui que l'on rencontre dans la *Plumularia similis*. De plus, les capsules sont plus allongées et plus ovoïdes que dans la *P. echinulata* ordinaire, mais ces deux caractères distinctifs ne sont pas constants. En effet, sur la même colonie et jusque sur les mêmes rameaux, tantôt on trouve cet article intermédiaire entre deux calyces, tantôt il est absent ou peu accusé.

De plus, dans une *P. echinulata* bien caractérisée trouvée dans la baie de Paimpol, et qui, elle, ne présente pas cet article intermédiaire, on trouve de jeunes colonies de cette même Plumulaire qui présentent encore le disque aplati de la Planula, chez lesquelles on rencontre cet article intermédiaire entre deux calyces.

Quant aux capsules, la forme est très variée et rappelle tantôt celles de la *P. echinulata*, tantôt celles de la *P. pinnata*, tantôt enfin, celles de la *P. similis*. Notons aussi que ces capsules ont deux formes prédominantes entre lesquelles il y a une foule d'intermédiaires [3] : l'une est jeune, ovoïde, et sans prolongements en épines ;

[1] Hincks, *British Hydroid Zoophytes*, p. 302 et pl. LXV, fig. 2.
[2] Pl. XXXI, fig. 6.
[3] Pl. XXXI, fig. 8 et 9.

l'autre est adulte, plus grande, et présente plusieurs prolongements en forme de pointes. Ces capsules sont fixées sur la tige et sur l'hydrorhize ; celles qui sont situées à la base de la tige et sur l'hydrorhize ont des pointes plus fortes et plus nombreuses, sans doute parce qu'elles ont à assurer la sortie des éléments sexuels et à les protéger contre les corps étrangers plus nombreux en ces points. Les capsules situées sur la tige centrale sont le plus souvent dépourvues de pointes. En résumé, cette espèce ressemble à la *P. pinnata* par ses capsules, mais en diffère par le nombre de ses nématophores et par l'article intermédiaire entre deux calyces qui manque chez cette dernière ; elle ressemble à la *P. echinulata* par le nombre et la position des nématophores ; elle en diffère par l'article intermédiaire entre deux calyces et par ses capsules plus allongées et ovoïdes ; enfin, elle ressemble à la *P. similis* par l'article intermédiaire entre deux calyces ; elle en diffère par le nombre de ses nématophores et la forme de ses capsules qui ont des prolongements en pointes.

Je la regarde de préférence comme une variété de la seconde de ces trois espèces, c'est-à-dire de la *P. echinulata*, parce qu'elle est semblable à cette espèce par le nombre et la position des nématophores, seul caractère qui me paraisse constant, tandis que la présence ou l'absence de l'article intermédiaire et la forme des capsules ne me semblent pas être des caractères constants.

J'ajoute que, comme je n'ai pas trouvé à Roscoff la *P. echinulata* décrite par Hincks, tout ce qui suit s'applique à la variété dont je parle ici.

Les observations qui suivent ont été faites à Roscoff au commencement de 1880, c'est-à-dire en même temps que celles de M. Weismann sur la *Plumularia echinulata* de Lamarck. Je n'ai eu connaissance de son travail que plus tard, lorsqu'il publia un résumé de ses recherches [1] ; nous sommes donc arrivés à peu près en même temps, chacun de notre côté, à des résultats absolument identiques, sauf quelques points secondaires. C'est pour cela que je me permets de donner mes observations personnelles, bien que M. Weismann ait indiqué brièvement pour cette espèce, dans la note que je viens de citer, la plupart des résultats que je vais exposer dans ce paragraphe.

On trouve à Roscoff cette espèce, soit sur les laminaires de l'herbier, soit fixée directement sur les pierres à la grève. J'avais remar-

[1] *Zoologischer Anzeiger*, 1880, nº 61.

qué plusieurs fois l'admirable transparence des tissus qui permettait de suivre ce qui se passait à l'intérieur de la colonie, et c'est pour cela que je l'ai choisie pour vérifier ce que j'avais observé quelques mois auparavant chez la *Campanularia flexuosa*.

Dans cette espèce les gonangiums sont de deux sortes : les uns sont situés sur l'hydrorhize, les autres sur les tiges centrales qui s'élèvent de distance en distance sur l'hydrorhize.

La forme générale des gonangiums varie un peu suivant qu'ils occupent l'une ou l'autre de ces positions, comme je l'ai déjà dit un peu plus haut.

En mettant une colonie sous le microscope, on voit dans l'hydrorhize un certain nombre de cellules endodermiques plus volumineuses que les autres ; elles ont un noyau très gros et très brillant. Ce sont de jeunes œufs qui se développent. Ce sont des cellules de l'endoderme différenciées : ces cellules se rencontrent dans l'hydrorhize surtout dans le voisinage des gonangiums.

Dans la tige centrale on trouve un très grand nombre de ces cellules-œufs à divers états de développement[1], depuis le bas de cette tige presque jusqu'aux derniers articles placés à son sommet.

Lorsque ces cellules-œufs sont très jeunes, on les distingue par leur taille un peu plus grande que celle des cellules endodermiques voisines et par leur réfringence ; plus tard, à mesure qu'elles grandissent, elles font saillie dans l'intérieur de la cavité gastro-vasculaire, qui se trouve ainsi rétrécie en ces points, car elles sont retenues extérieurement par la lamelle intermédiaire qui les empêche de gagner dans ce sens.

Dès le moment où ces cellules-œufs commencent à se différencier, je les ai trouvées dépourvues de flagellum. Comme dans la *Campanularia flexuosa*, dans les premiers temps de la différenciation on trouve encore la forme générale d'une cellule endodermique; mais, à mesure qu'elles grandissent, elles s'arrondissent et on a bientôt un œuf semblable à ceux que l'on retrouve dans l'intérieur des gonangiums. J'ai rencontré plusieurs fois des ovules dans l'endoderme des rameaux qui naissent alternativement sur les côtés de la tige centrale.

Ces ovules se trouvaient à la base d'un calyce[2]; c'est un fait à

[1] Pl. XXXII, fig. 1.
[2] Pl. XXXII, fig. 6.

remarquer, car on ne rencontre pas de gonangiums sur ces rameaux. Il est vrai que, dans les cas que je cite, les œufs se trouvaient toujours dans les articles des rameaux les plus rapprochés de la tige centrale et même dans les rameaux placés le plus bas sur la tige centrale, là où nous savons que les cellules différenciées sont les plus abondantes.

Il est facile de constater la présence d'ovules non seulement dans l'endoderme de l'hydrorhize et des tiges qui portent de nombreux gonangiums, mais encore dans l'endoderme de colonies qui ne présentent aucune trace de gonangiums.

L'acide acétique très étendu m'a encore rendu des services très considérables : il permet soit d'isoler les éléments, soit de distinguer bien plus aisément, sans les dissocier, les divers éléments que l'on ne verrait pas dans la colonie vivante.

En observant la tige d'une colonie avant le moment où les gonangiums ont commencé à paraître, on voit dans les pointes où ces bourgeons reproducteurs se produisent une réunion d'œufs assez développés qui occupent la paroi endodermique du corps du polype. J'ai figuré un des articles de la base de la tige centrale pour montrer l'endoderme occupé sur une longueur assez grande par de jeunes œufs [1] : ils se touchent presque, et les parties d'endoderme non différenciées sont peu étendues. Pour obtenir une semblable préparation, il faut isoler une colonie bien vivante à l'aide de pinces fines et la plonger pendant quelques heures dans une solution très faible d'acide acétique. Les divers éléments et principalement les œufs sont très faciles à distinguer sans être dissociés, et on peut les observer en place.

La première modification que l'on observe au point où doit se développer un gonangium sur la tige centrale est la formation sur l'ectoderme d'une petite saillie en forme de mamelon, d'un petit tubercule circulaire, suivant l'expression de Weismann, dû à des changements qui s'opèrent dans l'arrangement et la forme des cellules ectodermiques des couches superficielles ; ce petit tubercule ectodermique est clair et transparent et il sécrète un liquide qui est destiné à perforer en ce point le périsarc. Bientôt, en effet, on aperçoit en face de ce petit mamelon ectodermique une fente dans le périsarc. Cette fente se moule sur le tubercule ectodermique et

[1] Pl. XXXII, fig. 1.

elle provient en effet de la dissolution du périsarc par le liquide sécrété par ce tubercule. Elle est d'abord peu accentuée et ressemble, lorsqu'on la regarde de face, à un verre de montre : cette fente grandit et perce bientôt au dehors par une ouverture circulaire.

J'ai figuré deux états différents de la formation de cette fente dans le périsarc [1]. On ne voit pas dans ces deux figures d'œufs dans l'endoderme de la tige au niveau du tubercule ectodermique, là où il va se former un gonangium ; cela tient à ce que ces préparations ont été dessinées à l'état vivant, et que les différents éléments cellulaires ne pouvaient être distingués sans le secours d'un réactif, à cause de la transparence des tissus ; mais je me suis assuré que c'était au niveau de ces tubercules ectodermiques que l'on rencontre les cellules différenciées de l'endoderme les plus nombreuses et les plus développées : plus ces œufs sont mûrs, plus ils sont rapprochés du point où se forme le gonangium.

Lorsque le périsarc est ainsi perforé, le tubercule ectodermique fait saillie par cette ouverture circulaire : il est suivi par l'ectoderme avoisinant et par l'endoderme qui se trouve au-dessous, et qui font, pour ainsi dire, hernie à travers cette fente.

J'ai représenté un des articles de la tige centrale sur laquelle on voit bourgeonner un très jeune gonangium [2]. L'ectoderme et l'endoderme font hernie à travers la fente du périsarc, et plusieurs cellules différenciées de l'endoderme de la tige se présentent devant cette ouverture pour sortir au dehors avec les tissus qui les environnent. Ce mouvement de dedans en dehors du bourgeon qui se développe est dû à la croissance des tissus : il y a, pour ainsi dire, un courant des cellules, et des éléments cellulaires que l'on trouvait à un point donné de la tige, à un certain moment, se retrouvent ensuite plus haut ou même dans l'intérieur du jeune bourgeon qui fait hernie par suite de ce courant des tissus. Il est donc naturel de retrouver dans l'intérieur de ce jeune bourgeon les cellules endodermiques différenciées, qui ont été entraînées par les tissus environnants ; mais il y a encore un autre phénomène, car il semble que les ovules aient la faculté de se déplacer et de progresser indépendamment des tissus qui les entourent. En effet, tandis qu'avant la formation du gonangium l'on trouvait ces cellules-œufs séparées les unes des autres

[1] Pl. XXXII, fig. 2 et suiv.
[2] Pl. XXXII, fig. 4.

par des cellules de l'endoderme non différenciées (ce que l'on peut observer dans des articles de la tige voisins qui n'ont pas encore de gonangium), ils sont maintenant réunis par groupes pour passer dans l'intérieur du gonangium. La formation du gonangium semble donc due à un cheminement, à une progression générale des tissus due à leur accroissement, qui entraîne dans ce mouvement les cellules différenciées voisines, et ensuite à une locomotion propre des ovules eux-mêmes ; mais ce dernier mouvement doit être peu important et probablement il permet seulement aux ovules très voisins les uns des autres de se grouper.

Le premier de ces mouvements, la progression générale des tissus due à leur croissance est facile à constater : comme je l'ai déjà dit, en effet, les cellules différenciées que l'on trouvait à un certain point à un moment donné se trouvent plus haut peu de temps après, et ce cheminement des tissus permet d'expliquer comment les œufs qui se trouvaient par exemple dans des rameaux secondaires ou dans des articles sur lesquels il ne se développe pas de gonangium, finissent par se trouver en face d'un jeune gonangium et par passer dans son intérieur. Quant à la locomotion propre des ovules, elle est plus difficile à constater directement.

Aussitôt que le jeune gonangium fait hernie au travers de la fente du périsarc, il est recouvert par une nouvelle enveloppe chitineuse qui le suivra dans son développement : c'est un fait très remarquable que ce bourgeon qui, il y a quelques instants, produisait un liquide capable de dissoudre le périsarc de la tige centrale sécrète maintenant une enveloppe chitineuse d'une extrême délicatesse. Ainsi les cellules des couches superficielles de l'ectoderme sont capables de dissoudre l'ancien périsarc qui est souvent fort épais, et en même temps elles sécrètent, à leur surface libre, une nouvelle couche chitineuse molle et très mince qui se moule sur le bourgeon et grandit avec lui. Cette couche nouvelle n'est pas attaquée par le liquide qui dissout rapidement l'ancien périsarc.

Nous venons de voir un peu plus haut les tissus du corps du polype qui font saillie à travers la fente du périsarc : ce sont les premiers débuts de la formation d'un gonangium. Ce n'est d'abord, comme dans la *Campanularia flexuosa*, qu'un simple diverticulum en cul-de-sac formé par les deux couches endoderme et ectoderme qui constituent le corps du polype. Dans l'endoderme de ce cul-de-sac, on retrouve les cellules différenciées qui étaient primitivement dans les parois

du corps du polype. Ce diverticulum en cul-de-sac grandit rapidement, en même temps que le nouveau périsarc qui le protège, et par la croissance des tissus, un certain nombre de jeunes œufs passent encore des parois du corps du polype dans l'endoderme de ce diverticulum. J'ai figuré [1] un gonangium arrivé à un certain développement : c'est un grand diverticulum en cul-de-sac formé par l'ectoderme et l'endoderme, qui primitivement constituaient les parois du corps du polype. On voit l'endoderme et l'ectoderme du gonangium qui se continuent avec les tissus de la colonie. On voit plusieurs ovules qui se développent dans l'épaisseur de l'endoderme; l'ectoderme a pris un assez grand développement : il est fluide et transparent surtout à sa partie périphérique, où il est en contact avec le jeune périsarc qui est encore très mince, mais dont l'épaisseur augmente par suite des couches successives qui sont sécrétées par cette partie fluide et transparente de l'ectoderme. En effet, les stries que l'on trouve dans un périsarc un peu épais indiquent les différentes couches qui ont été successivement sécrétées par l'ectoderme. Dans ce gonangium il faut remarquer un très jeune œuf qui est dans l'endoderme du pédicule [2] et qui, par suite de la croissance des tissus et du courant de cellules qui a lieu des parois du corps du polype dans le gonangium qui se développe, est en train de passer dans l'intérieur de ce gonangium. J'ai observé souvent un semblable phénomène chez l'espèce qui nous occupe ici, et il est intéressant, car il prouve que les œufs qui se trouvent dans le gonangium naissent dans les parois du corps du polype lui-même.

La forme du gonangium change pendant son développement : il est d'abord piriforme ; mais il s'allonge et la gonothèque ou la capsule porte à sa partie supérieure des prolongements en forme de pointes développés surtout chez les gonangiums fixés sur l'hydrorhize et à la base de la tige centrale. Jusqu'à présent le jeune gonangium dont nous suivons le développement n'est qu'un diverticulum en cul-de-sac limité intérieurement par l'endoderme avec ses cellules différenciées [3]; mais à partir de ce moment, à la place où les ovules se trouvent dans l'endoderme, il se produit autant de culs-de-sac secondaires dans lesquels les ovules s'enfoncent : chacun de

[1] Pl. XXXII, fig. 5.
[2] Pl. XXXII, fig. 5, *o'*.
[3] Pl. XXXII, fig. 5.

ces culs-de-sac secondaires devient un gonophore ; les ovules, en grandissant alors très rapidement, s'enfoncent davantage dans ce gonophore, qui se sépare de plus en plus de la partie centrale sur laquelle il s'est formé et n'y est bientôt plus rattaché que par un pédicule assez court. La partie centrale sur laquelle viennent s'insérer les gonophores est le blastostyle : il s'allonge suivant le grand axe de la capsule à mesure qu'elle se développe ; sa partie supérieure, située au sommet du gonangium, s'étale en forme de tête de marteau.

Nous retrouvons ici ce que nous avons indiqué pour la *Campanularia flexuosa*, c'est-à-dire que dans la tige centrale, au niveau de chaque cellule endodermique différenciée, la paroi endodermique n'est constituée que par l'ovule qui est en contact immédiat par sa face externe avec la lamelle intermédiaire et par sa face interne avec la cavité gastro-vasculaire. Il en est de même dans le pédicule du gonangium et même dans le gonangium tant qu'il n'y a qu'un cul-de-sac unique[1] et que le blastostyle et les gonophores ne se sont pas formés distinctement. Les ovules interviennent encore dans la délimitation de la cavité gastro-vasculaire ; mais lorsque les diverticulums secondaires paraissent, les cellules de l'endoderme non différenciées voisines des ovules se multiplient par division et forment sous l'ovule qui s'enfonce dans le gonophore une couche d'endoderme ordinaire non interrompue qui sépare cet œuf de la cavité gastro-vasculaire. Nous trouvons donc maintenant au niveau de chaque gonophore l'endoderme constitué par deux couches : l'œuf ou la cellule endodermique différenciée et l'endoderme de nouvelle formation au-dessous de cet œuf.

Telles sont les observations que j'ai faites sur l'origine de l'œuf et le développement du gonangium chez cette espèce : elles s'accordent parfaitement avec celles de M. Weismann[2] et j'en avais déjà donné le résumé dans les *Comptes rendus de l'Académie des sciences*[3]. Depuis ce moment M. Weismann a donné dans un nouveau mémoire[4] des détails importants sur la formation d'un second et même parfois d'un troisième gonophore ; le même auteur fait aussi des considérations intéressantes sur la perforation du périsarc et la locomotion propre des ovules qui se réunissent pour former le gonangium.

[1] Pl. XXXII, fig. 5.
[2] *Zoologischer Anzeiger*, 1880, n° 61, p. 367.
[3] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 2e semestre, 1881, n° 7.
[4] *Ann. sc. nat.*, t. XI, 1881, nos 5 et 6.

§ 3. *Sertularia pumila*.

J'ai déjà, au commencement de ce chapitre, cité à peu près textuellement les paroles d'Allman au sujet de l'origine des éléments sexuels des Hydraires et de la *Sertularia pumila* en particulier. Pour Allmann, chez tous les Hydraires les éléments sexuels naissent entre l'endoderme et l'ectoderme et, sauf l'exception que nous allons indiquer, sont toujours formés dans les parois d'un organe strictement homologue avec le manubrium d'une méduse gymnophthalme. Cet organe forme soit le diverticulum qui occupe l'axe d'un jeune sporosac, soit le manubrium de la méduse sexuée, tandis qu'il est représenté par le bourgeon sexué qui se produit dans les canaux rayonnants de la méduse non sexuée (blastochème)[1]. Suivant le même auteur, il est facile de voir les éléments sexuels occupant l'espace situé entre l'endoderme et l'ectoderme de cet organe ; en augmentant de volume, la masse des œufs ou des spermatozoïdes sépare même de plus en plus ces deux couches l'une de l'autre ; mais il n'est pas facile de dire si les éléments sexuels ont leur origine dans l'ectoderme ou dans l'endoderme de ce corps. Cependant il a réussi à voir chez certaines espèces d'Hydraires que les œufs et les spermatozoïdes ont leur origine véritable dans l'endoderme, tandis que l'ectoderme sert uniquement, comme le ferait un sac, à renfermer et à protéger les éléments sexuels jusqu'à leur maturité : ils sont alors mis en liberté par la rupture de ce sac formé par l'ectoderme.

Quant à l'exception à ce fait absolument universel que les éléments sexuels sont engendrés entre l'ectoderme et l'endoderme d'un corps homologue avec le manubrium d'une méduse gymnophthalme, elle a rapport à la formation d'œufs dans le blastostyle, comme on peut le voir dans la *Sertularia pumila* et dans une ou deux autres espèces de *Sertularia*. En effet, dans la *Sertularia pumila* un gonophore solitaire de la forme ordinaire et renfermant comme d'habitude des œufs ou des spermatozoïdes, bourgeonne comme dans les autres cas sur le blastostyle. Cependant, dans les colonies femelles, des corps sphériques renfermant un noyau et tout à fait semblables à de jeunes œufs, se rencontrent dans les parois du blastostyle lui-même, entre l'ectoderme et l'endoderme[2]. Allmann reconnaît qu'il n'a pas

[1] Allman, *op. cit.*, p. 149.
[2] Allman, *op. cit.*, fig. 21, *k*.

réussi à suivre d'une façon satisfaisante la destination de ces corps ; mais il pense que les vrais gonophores bourgeonnent sur cette partie du blastostyle dans laquelle on rencontre ces corps à noyau, et que ceux-ci, comme de jeunes œufs, passent des parois du blastostyle dans le gonophore qui bourgeonne, où ils occupent naturellement leur position normale entre l'endoderme et l'ectoderme d'un organe qui représente le manubrium d'une méduse : ils arrivent là à un certain degré de développement avant d'être évacués dans l'acrocyste, c'est-à-dire dans un sac que l'on trouve à l'extérieur et au sommet du gonangium et qui constitue un réceptacle dans lequel les œufs passent les dernières phases de leur développement, et que l'on rencontre dans cette espèce et quelques autres.

Chaque gonophore, après avoir rempli ainsi les fonctions d'un réceptacle dans lequel certaines phases intermédiaires du développement s'accomplissent, semble disparaître et être remplacé par un autre, qui reçoit par un procédé semblable à celui que nous venons de décrire, ses œufs du blastostyle sur lequel il bourgeonne.

Ainsi, pour Allmann, chez tous les Hydraires, excepté la *Sertularia pumila* et une ou deux autres espèces de *Sertularia*, les éléments sexuels sont toujours formés dans les parois d'un organe exactement homologue au manubrium d'une méduse gymnophthalme, c'est-à-dire, soit dans le diverticulum qui occupe l'axe d'un sporosac, soit dans le manubrium de la méduse sexuée, soit dans le bourgeon sexué qui se forme dans les canaux rayonnants de la méduse non sexuée (blastochème). Mais chez la *Sertularia pumila* il indique d'une façon très nette la présence d'œufs dans les parois du blastostyle lui-même, entre l'endoderme et l'ectoderme : ces œufs passeront ensuite dans les gonophores qui bourgeonnent sur le blastostyle ; mais il considère ce fait comme absolument exceptionnel.

Comme, à Roscoff, on peut très facilement se procurer la *Sertularia pumila,* puisque c'est l'espèce des Hydraires la plus abondamment répandue et qu'elle se trouve à peu près partout, j'ai voulu vérifier les faits indiqués par Allman, voir si, loin d'être une exception, ils ne viendraient pas à l'appui des faits que j'avais observés chez la *Campanularia flexuosa* et la *Plumularia echinulata* et si même on ne trouverait pas de jeunes œufs non seulement dans les parois du blastostyle, mais encore dans les parois de la tige elle-même, comme dans les espèces que je viens de citer.

Assez souvent les colonies de la *S. pumila* sont recouvertes par de

petites Diatomées ou par d'autres petites Algues qui empêchent de voir à l'intérieur du périsarc. J'ai eu recours au procédé que j'ai indiqué plus haut, à l'acide acétique très dilué. En examinant une colonie femelle après l'avoir laissée pendant quelques heures dans ce réactif, on voit en effet de grandes cellules à noyau réfringent et volumineux dans les parois du blastostyle : elles occupent la couche endodermique et interviennent dans la délimitation de la cavité gastro-vasculaire : ce sont des ovules arrivés à un certain degré de développement. Mais ce n'est pas tout : en observant les tissus de la tige elle-même, surtout dans le voisinage des points où viennent s'insérer les gonangiums [1], on trouve l'endoderme rempli de cellules différenciées plus petites que celles qui sont dans les parois du blastostyle, mais présentant cependant le même aspect général : ce sont des œufs encore plus jeunes. Ils proviennent de cellules de l'endoderme de la tige différenciée ; ils interviennent directement dans la délimitation de la cavité gastro-vasculaire, car, quelle que soit leur taille, ils sont toujours en contact par leur face interne avec la cavité gastro-vasculaire et par leur face externe avec la lamelle intermédiaire. Comme dans les espèces dont j'ai déjà parlé, ces cellules endodermiques différenciées sont dépourvues de fouet vibratile.

Je n'ai pas suivi le passage de l'œuf de l'endoderme de la tige dans l'intérieur du blastostyle et ensuite dans les parois du gonophore ; mais il est probable qu'il se passe dans ce cas les mêmes phénomènes que ceux que nous avons déjà observés, que les ovules proviennent d'une cellule différenciée de l'endoderme de la tige, qu'ils passent de l'intérieur de la tige dans le blastostyle et ensuite dans le gonophore, entraînés par un mouvement de locomotion propre et par la croissance des tissus.

Ainsi nous avons trois points à examiner dans l'opinion d'Allman : d'abord, ce n'est pas seulement dans les parois du blastostyle de la *Sertularia pumila* que se forment les œufs, comme il le pense, mais bien dans l'endoderme de la tige elle-même, dans le cœnosarc de la colonie ; de plus, ce fait, loin d'être une exception à une loi générale, ne fait que confirmer ce que nous avons vu déjà pour d'autres espèces. Pour Allmann, en effet, les éléments sexuels sont toujours formés, sauf l'exception que nous venons de citer, dans les parois,

[1] Pl. XXXIII, fig. 3.

soit du diverticulum qui occupe l'axe du sporosac, soit du manubrium d'une méduse sexuée, soit enfin du bourgeon qui paraît dans les canaux rayonnants de la méduse non sexuée (blastochème). Ce sont là pour lui les individus sexués qui seuls sont capables de donner naissance aux éléments sexuels : ils représentent la génération sexuée par opposition aux individus asexués, c'est-à-dire aux polypes qui ne peuvent se reproduire que par simple bourgeonnement. Nous savons déjà ce qu'il faut penser de cette opinion : les deux espèces que nous avons étudiées avant la *Sertularia pumila* nous ont montré que les œufs se formaient, au contraire, dans le cœnosarc de la colonie. Nous trouvons la même chose chez la *Sertularia pumila :* les œufs proviennent là aussi des cellules de l'endoderme du cœnosarc de la colonie qui se différencient. Nous verrons qu'il en est de même chez les espèces qu'il nous reste à étudier. Ainsi, chez toutes ces espèces, bien loin d'être de l'opinion d'Allman, que les éléments sexuels se forment toujours dans les parois d'un organe exactement homologue au manubrium d'une méduse gymnophthalme, c'est-à-dire dans les parois des gonophores ou des individus considérés comme sexués (sporosacs ou méduses), nous trouvons au contraire que les œufs proviennent toujours d'une cellule de l'endoderme du cœnosarc du polype lui-même, qu'ils passent dans l'intérieur du gonangium et ensuite des gonophores en voie de développement, et que c'est la présence de ces œufs en certains points du corps du polype qui détermine en ces points la formation des gonophores.

Nous savons qu'Allman admet que les éléments sexuels ont leur origine véritable dans l'endoderme, tandis que l'ectoderme ne sert qu'à les renfermer et à les protéger; nous partageons complètement cette manière de voir; mais ce n'est pas sur les mêmes preuves que nous nous appuyons. En effet, comme Allman pense que les éléments sexuels sont toujours formés dans les parois du gonophore ou de la méduse, c'est là qu'il cherche l'origine des œufs et des spermatozoïdes. Le motif qui le décide à croire que l'origine des éléments sexuels est réellement endodermique, c'est que, dans certains gonophores qu'il a observés, le plasma granuleux qui est situé entre l'ectoderme et l'endoderme du gonophore et sépare ces deux couches, et qui, suivant lui, est destiné à fournir les éléments sexuels, commence à mûrir par la périphérie, et que l'on trouve dans la partie périphérique de ce plasma (c'est-à-dire dans la partie qui est en con-

tact avec l'ectoderme du gonophore) des œufs ou des spermatozoïdes bien mûrs, tandis que dans la partie du plasma qui est en contact avec l'endoderme les œufs ou les spermatozoïdes sont beaucoup moins avancés en maturité. La plus jeune partie du plasma est donc celle qui est en contact avec l'endoderme du gonophore, la plus âgée celle qui est en contact avec l'ectoderme, et, par conséquent, c'est l'endoderme qui doit donner naissance aux œufs ou aux spermatozoïdes.

Si nous admettons, de notre côté, que les œufs — pour ne pas parler des spermatozoïdes dans ce moment, quoique les choses se passent absolument de la même manière — ont une origine endodermique, c'est que, dans les espèces que nous avons observées, nous trouvons dans l'endoderme du cœnosarc du polype, avant l'apparition de tout gonophore, de jeunes œufs en voie de développement ; que nous avons trouvé tous les passages intermédiaires entre une cellule de l'endoderme ordinaire du cœnosarc et un œuf bien développé et que nous avons vu qu'un œuf provient d'une de ces cellules endodermiques différenciées ; nous avons de plus suivi ces jeunes œufs des parois du corps du polype dans l'intérieur du gonangium et des gonophores.

§ 4. *Gonothyræa Loveni.*

Jusqu'à présent nous avons suivi l'origine de l'œuf dans des espèces qui ont leur génération sexuée représentée par des gonophores qui restent constamment fixés au polype hydraire sur lequel ils ont bourgeonné. Nous allons maintenant passer à une autre espèce qui présente un intérêt tout particulier pour la question que nous étudions et qui est une forme de transition à des espèces dont nous nous occuperons ensuite.

Dans la *Gonothyræa Loveni*, les bourgeons sexuels restent bien encore fixés constamment à la colonie sur laquelle ils ont bourgeonné ; mais ils ont une organisation plus compliquée que dans tous ceux que nous avons étudiés jusqu'ici. On voit dans les gonophores, non pas lorsqu'ils sont situés à la base du gonangium, car ils ressemblent alors beaucoup à de jeunes gonophores de la *Campanularia flexuosa*, mais dans ceux qui sont situés un peu plus haut sur le blastostyle et qui sont un peu plus âgés, des tentacules qui se développent au sommet de ces gonophores ; ces tentacules sont encore

plus développés dans les gonophores situés au sommet du gonangium.

Ces gonophores sont ensuite entraînés par le développement et la croissance des tissus au dehors de la capsule ; dans un gonangium bien développé, on en trouve, en général, plusieurs au sommet de la capsule et à son extérieur. Ces gonophores sont des demi-méduses; ils présentent une ombrelle dans l'épaisseur de laquelle on rencontre des canaux rayonnants unis entre eux par un canal circulaire et un cercle de tentacules au bord libre de l'ombrelle.

C'est là une particularité importante, car, bien que ces gonophores restent encore fixés constamment à la colonie sur laquelle ils ont bourgeonné, ils présentent les parties essentielles que l'on rencontre dans les méduses véritables, dans celles qui deviendront libres à un certain moment.

Cette espèce se rencontre assez abondamment dans les environs de Roscoff; on la trouve, à marée basse, fixée sur les fucus dans la baie de Saint-Pol. Beaucoup d'auteurs s'en sont occupés à cause de l'intérêt qu'elle présente, et parmi les travaux récents il faut citer ceux de Bergh[1] et de Weismann[2].

Bergh admet que les œufs proviennent de l'endoderme et les spermatozoïdes de l'ectoderme et M. Weismann partage la même opinion. De plus, ce dernier naturaliste montre que les œufs prennent naissance non pas dans les gonophores ni même dans les gonangiums, mais dans le cœnosarc de la tige et que c'est dans les points de la tige où ces œufs se rencontrent que les gonangiums se développent.

Je ne m'occupe pas pour le moment de l'origine des spermatozoïdes, j'en parlerai dans le chapitre suivant ; quant à l'origine des œufs, je partage complètement l'avis de M. Weismann.

En examinant au microscope la tige centrale d'une colonie femelle, on voit dans l'endoderme des cellules brillantes ; ce sont des cellules différenciées qui sont devenues plus grosses que leurs voisines. Les plus grosses d'entre elles font même saillie dans l'intérieur de la cavité gastro-vasculaire, car elles interviennent dans sa délimitation.

Ces cellules différenciées sont de jeunes œufs qui se développent ;

[1] Bergh, *Studien über die erste Entwickelung des Eies von Gonothyrœa Loveni* (*Morph. Jahrb.*, V, 1, Leipzig, 1879).

[2] Weismann, *Zoologischer Anzeiger*, 1880, nº 55, et *Ann. sc. nat.*, t. XI, 1881.

on voit dans l'intérieur une vésicule germinative réfringente avec sa tache germinative plus sombre[1].

On voit assez facilement ces cellules-œufs dans l'intérieur de la tige centrale de la colonie sans avoir besoin de réactif; cependant, lorsque l'on veut étudier les détails de la différenciation des cellules de l'endoderme, il est nécessaire de recourir au réactif que j'ai indiqué plus haut pour dissocier et isoler les éléments cellulaires les uns des autres. On voit ainsi que l'œuf est bien une cellule de l'endoderme différenciée et on trouve tous les passages intermédiaires entre une cellule endodermique ordinaire et un œuf bien caractérisé.

C'est toujours dans les points où doivent naître les gonangiums que l'on voit accumulées en plus grande quantité ces cellules-œufs avant même que le gonangium ait commencé à paraître. Comment ces ovules se trouvent-ils réunis en ces points? C'est un fait que je n'ai pu observer directement; mais je crois que l'on peut admettre, comme d'ailleurs M. Weismann en parle déjà dans les travaux que j'ai cités, que, indépendamment du mouvement qui tient à la croissance des tissus et qui entraîne les ovules, ces ovules sont animés d'un mouvement propre de locomotion et qu'ils émigrent d'un article dans l'autre pour se rapprocher et se réunir. C'est la seule façon d'expliquer comment on rencontre à côté l'une de l'autre deux ou plusieurs cellules différenciées, qui d'abord étaient éloignées les unes des autres.

J'ai déjà dit un peu plus haut que l'on trouvait dans le cœnosarc de la tige centrale des ovules à tous les états de développement, depuis le moment où ils sont à peine différenciés jusqu'à celui où ils atteignent une taille considérable et font saillie à l'intérieur de la cavité gastro-vasculaire, car de l'autre côté ils sont maintenus par la lamelle intermédiaire.

Je n'ai pas assisté, pour cette espèce, à la perforation du périsarc et aux premiers moments de la formation du gonangium; il est probable cependant que les phénomènes que nous avons décrits pour la *Plumularia echinulata* se passent ici de la même manière.

Dans un jeune gonangium, on retrouve dans l'endoderme du blastostyle les œufs qui primitivement occupaient l'endoderme de la tige centrale.

[1] Pl. XXXIII, fig. 4.

J'ai représenté le blastostyle d'un jeune gonangium[1]; sur ce blastostyle on voit un très jeune gonophore qui commence à se former et qui renferme trois ovules à des états différents de développement : l'un est beaucoup plus gros que les autres. Sur la figure on ne voit que deux ovules, le troisième étant situé dans un autre plan. Ces ovules occupaient d'abord l'endoderme de la tige centrale de la colonie; ils ont été entraînés pendant la formation du gonangium et maintenant nous les retrouvons dans l'endoderme du blastostyle. On voit très facilement la lamelle intermédiaire qui passe *par-dessus* ces ovules. On ne voit pas d'autres gonophores dans ce gonangium ; son extrémité supérieure est étalée en forme de tête de marteau, et dans cette région l'ectoderme renferme de nombreux nématocystes très petits. Chaque gonophore se développera pour cette espèce comme je l'ai décrit pour la *Plumularia echinulata :* au niveau du point où doit se former un gonophore, les cellules différenciées de l'endoderme du blastostyle vont être entraînées dans un diverticulum en cul-de-sac formé par les deux couches du blastostyle ; les ovules occupent l'endoderme de ce diverticulum ; ils interviennent d'abord dans la délimitation de la cavité gastro-vasculaire avec laquelle ils sont en contact immédiat, étant maintenus de l'autre côté par la lamelle intermédiaire qui les sépare de l'ectoderme. Mais ensuite les cellules de l'endoderme du diverticulum qui ne sont pas différenciées, se multiplient et reconstituent une couche endodermique ordinaire non interrompue qui passe au-dessous de ces ovules et les sépare de la cavité gastro-vasculaire. Les ovules sont donc maintenant entre la lamelle intermédiaire à l'extérieur et cette couche endodermique de nouvelle formation à l'intérieur.

Dans cet état, les gonophores ressemblent beaucoup à ceux de la *Campanularia flexuosa*[2]. Les œufs vont augmenter considérablement de volume et écarter de plus en plus les deux couches l'une de l'autre. Bientôt au sommet des gonophores on voit apparaître un cercle de tentacules de plus en plus développés à mesure que l'on observe des gonophores plus âgés, c'est-à-dire situés plus haut sur le blastostyle : ces gonophores sont entraînés par la croissance des tissus au sommet de la capsule et finissent par en sortir sous forme de demi-méduses fixées par un pédicule qui les rattache au sommet

[1] Pl. XXXIII, fig. 5.
[2] Pl. XXXIII, fig. 2.

du gonangium. Je ne m'arrête pas sur tous ces détails, qui sont fort bien décrits par Allman[1]. J'insiste seulement sur ce fait que, dans cette espèce comme dans celles déjà étudiées, les ovules proviennent de cellules endodermiques du polype différenciées, que ces cellules passent dans un premier diverticulum en cul-de-sac qui deviendra le blastostyle. Sur ce blastostyle se forment des diverticulums secondaires dans lesquels passent les ovules et qui deviendront les gonophores. Dans cette espèce, les gonophores sont entraînés de bas en haut en dehors de la capsule et là ils sont arrivés à l'état de demi-méduses avec ombrelle, canaux rayonnants et circulaire, tentacules, etc., mais qui restent toujours fixées au sommet du gonangium: c'est dans cette demi-méduse que s'accomplissent les dernières phases du développement des œufs et les embryons s'échappent de son intérieur à l'état de larves ciliées.

§ 5. *Podocoryne carnea. Origine de l'œuf et développement de la méduse.*

Nous arrivons à une des espèces les plus intéressantes que nous ayons à étudier : elle n'appartient pas, comme les précédentes, au sous-ordre des Campanulaires, dans lequel les ramifications de la colonie sont revêtues d'un tube chitineux qui s'élargit en calyce autour de chaque individu nourricier, mais au sous-ordre des Tubulaires, dans lequel les colonies sont nulles ou recouvertes d'un périderme chitineux sans cellules calyciformes autour de chaque polype. Nous verrons plus loin en quoi cette distinction peut nous intéresser. De plus, cette espèce présente des bourgeons reproducteurs qui deviennent des méduses complètes et libres: c'est là le motif principal qui m'a fait choisir cette espèce afin d'avoir des observations suivies depuis les espèces qui ont des bourgeons reproducteurs qui restent toujours fixés au polype sur lequel ils bourgeonnent, jusqu'à celles qui ont des méduses qui se détachent du polype et nagent librement.

Je l'ai rencontrée abondamment à Roscoff: elle vit en parasite sur la coquille des Nasses, et pour se la procurer il suffit de recueillir à marée basse un certain nombre de Nasses vivantes : on est à peu près certain que sur la moitié des coquilles, sinon plus, on trouve

[1] Allman, *op. cit.*, p. 57, fig. 28.

de nombreuses colonies fixées et présentant pendant la belle saison des bourgeons reproducteurs à tous les états de développement.

Je les ai toujours rencontrées fixées sur des coquilles de Nasses bien vivantes et jamais sur des coquilles vides, et je crois que dans ce dernier cas elles ne peuvent pas vivre. Elles semblent avoir besoin de la vie errante que leur procure leur parasitisme sur des Nasses vivantes et ne sont nullement incommodées, malgré la délicatesse de leurs tissus, lorsque les Mollusques sur lesquels elles vivent s'enfouissent assez profondément à marée basse dans le sable presque sec.

Grobben a publié un mémoire sur cette espèce[1]; pour lui, l'origine des éléments sexuels est ectodermique. Il m'est difficile de comprendre comment l'on peut soutenir cette opinion surtout pour les œufs, car pour les spermatozoïdes les choses sont beaucoup plus difficiles à voir, comme je le montrerai un peu plus loin. Je pense que cela tient à ce que l'on a toujours considéré la méduse comme l'individu sexué et que l'on croit que les éléments sexuels prennent naissance dans l'intérieur de cette méduse une fois qu'elle est complètement développée : la méduse représenterait la génération sexuée par opposition au polype qui représenterait la génération agame ou asexuée et qui ne pourrait se reproduire que par bourgeonnement. Il est donc naturel que, pensant que les éléments sexuels naissent dans l'intérieur de la méduse complètement développée, ce soit là seulement qu'on ait eu l'idée de rechercher leur origine et de suivre leur développement.

C'est après avoir constaté que, dans les espèces qui ont des gonophores toujours fixés au polype, les éléments sexuels naissent dans le cœnosarc du polype hydraire lui-même et proviennent de cellules endodermiques de ce cœnosarc différenciées, et après avoir confirmé ce fait dans une espèce qui possède des demi-méduses et forme par conséquent une transition aux espèces qui ont des méduses libres, que j'ai pensé qu'il serait intéressant de voir ce qui se passe chez ces dernières espèces. Je puis dire dès maintenant que je suis arrivé à des résultats absolument analogues à ceux que j'ai déjà décrits.

Un premier fait facile à observer, c'est que dans les méduses très jeunes, alors qu'elles ne sont encore constituées que par un simple diverticulum formé par les parois du corps du polype, on trouve

[1] Grobben, *Ueber Podocoryne carnea* (*Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften*, LXXII, 1875).

déjà des ovules à divers états de développement. Ce fait, rapproché de ce que nous avons vu chez les espèces qui ont des gonophores toujours fixés, est caractéristique, et ce n'est pas en tous cas dans la méduse complètement développée que les éléments sexuels prennent naissance.

Je me suis donc demandé si les ovules ne proviendraient pas, dans cette espèce comme dans les autres que nous avons déjà étudiées, du cœnosarc du polype lui-même et ne passeraient pas dans l'intérieur du bourgeon destiné à devenir une méduse au moment où il commence à paraître, puisque dans ces bourgeons aussi jeunes que possible on trouve invariablement dans les colonies femelles des ovules dans la couche interne, c'est-à-dire dans l'endoderme de ce bourgeon.

On sait que les bourgeons destinés à devenir des méduses se forment autour du corps du polype dans une région assez limitée, un peu au-dessous de la région du corps qui porte les tentacules. C'est donc surtout dans cette région où doivent bourgeonner les méduses que j'ai cherché à voir si on ne trouverait pas dans l'intérieur des tissus des cellules différenciées. Il est presque impossible d'arriver à trancher cette question si l'on n'a pas recours aux réactifs; les tissus sont beaucoup plus épais ici que pour les espèces précédentes: celles-ci ont en effet un ectoderme et un endoderme excessivement minces, car ils sont protégés par une enveloppe chitineuse résistante et solide, mais transparente comme le cristal. Dans le cas qui nous occupe, au contraire, il n'y a pas d'enveloppe chitineuse et l'ectoderme et l'endoderme acquièrent une plus grande épaisseur et deviennent plus opaques. Les procédés qui m'ont donné les meilleurs résultats sont: soit les coupes après fixation par l'acide osmique et ensuite durcissement par la gomme et l'alcool, soit les dissociations par l'action de l'acide acétique très étendu. C'est surtout cette dernière méthode que j'ai employée, et lorsque l'acide acétique est suffisamment étendu et qu'on le fait agir un temps convenable, il donne des résultats excellents. Il est aussi indispensable de faire des dissociations sous le microscope même, afin de dissocier les éléments, mais sans changer les rapports qu'ils ont entre eux à l'état vivant; car, sans cette précaution, on s'expose à retrouver les jeunes œufs que j'ai signalés dans l'intérieur des méduses qui commencent à bourgeonner, partout ailleurs que dans leur position normale, et c'est là une cause d'erreur grave.

En agissant ainsi, on voit dans la région du corps du polype lui-même où bourgeonnent les méduses, un peu plus bas que les tentacules, des cellules de l'endoderme beaucoup plus grosses que leurs voisines. Elles ont un noyau très gros et très réfringent avec un nucléole. Ce sont de jeunes ovules et ils proviennent de cellules de l'endoderme du cœnosarc du polype lui-même différenciées. On en trouve à tous les degrés de développement. Ce n'est pas seulement dans la partie du corps du polype sur laquelle s'insèrent les jeunes méduses que l'on trouve ces cellules différenciées, mais aussi un peu plus haut, dans la région du corps du polype située entre les tentacules et la base des méduses et aussi dans la région du corps située un peu plus bas que les pédicules de ces méduses.

J'ai figuré [1] la région du corps de la *Podocoryne carnea* située entre la partie qui porte les tentacules et celle qui porte les méduses : on voit dans l'endoderme et accolées contre la lamelle intermédiaire, de grosses cellules réfringentes qui sont de jeunes ovules. Elles sont d'une taille bien plus considérable que les cellules ordinaires de l'endoderme. Elles sont arrondies et possèdent un noyau très réfringent et très gros, la vésicule germinative, avec un nucléole, la tache germinative. Dans la partie même du corps du polype sur laquelle viennent s'insérer les méduses, ces ovules sont plus nombreux et encore plus gros.

Ainsi dans cette espèce nous retrouvons ce que nous avons déjà observé, des œufs dans l'endoderme du polype hydraire lui-même.

J'ai observé tous les passages entre une cellule ordinaire de l'endoderme du polype et un œuf bien développé [2].

Les cellules endodermiques non différenciées sont cylindriques et beaucoup plus hautes que larges : elles sont terminées par une surface à peu près plane à l'extrémité par laquelle elles touchent à la lamelle intermédiaire ; à l'autre extrémité en contact avec la cavité gastro-vasculaire de la colonie, elles se terminent en s'effilant et en s'arrondissant et elles portent un flagellum vibratile à leur extrémité libre : le noyau est elliptique et petit, le nucléole est plus obscur. La première modification qui se remarque dans une cellule qui se différencie, est une augmentation dans la largeur de la cellule ; au lieu d'être beaucoup plus haute que large, elle est seulement main-

[1] Pl. XXXIII, fig. 6.

[2] Pl. XXXIII, fig. 10 et suiv.

tenant deux fois environ plus haute que large : le noyau grandit, de plus le flagellum a disparu. Dans les états suivants, la cellule, au lieu d'être cylindrique, devient de plus en plus irrégulière et tend à s'élargir et à s'arrondir. Elle est aussi large que haute. Le noyau s'arrondit, devient plus réfringent et bien plus gros.

A un état plus avancé encore, la cellule grandit et s'arrondit; en outre, le noyau devenu énorme a un aspect brillant tout particulier, et l'on reconnaît tout de suite un œuf. Le noyau de la cellule est devenu la vésicule germinative claire et brillante, et le nucléole a formé la tache germinative[1].

Ainsi on trouve des ovules dans l'endoderme du polype hydraire lui-même avant l'apparition de tout bourgeon reproducteur. Voyons maintenant comment se forme une méduse. Dans la région du corps du polype située un peu plus bas que les tentacules et qui ne présente d'abord rien de particulier, extérieurement du moins, mais dans l'endoderme de laquelle se rencontrent les cellules différenciées dont nous venons de parler, on voit apparaître une sorte de proéminence : c'est un diverticulum en cul-de-sac formé par les parois du corps du polype[2] ; ce diverticulum a d'abord la forme d'un doigt de gant et sa cavité intérieure est en communication avec la cavité digestive de la colonie.

Lorsque le polype ne présente encore qu'un ou deux de ces jeunes bourgeons, il suffit, pour les observer convenablement, de les recouvrir d'un couvre-objet : la pression de cette lamelle de verre rabat ces jeunes bourgeons sur les côtés du corps du polype, et ils sont alors placés de profil : on peut observer très facilement dans ce cas tous les détails de leur organisation[3]. On voit bien alors tout ce que je viens de décrire : l'endoderme et l'ectoderme des parois du corps sont en continuation directe avec ceux qui forment les parois du diverticulum et les tissus présentent la même constitution. La cavité gastro-vasculaire du polype est en communication avec la cavité qui occupe le centre du diverticulum, et l'on observe un courant assez vif de granulations dû aux cils vibratiles de l'endoderme de ce diverticulum[4]. En observant attentivement l'endoderme du diverticulum, on voit en certains points de grosses cellules plus claires et plus bril-

[1] Pl. XXXIII, fig. 14 et 15.
[2] Pl. XXXIII, fig. 7.
[3] Pl. XXXIII, fig. 7 et suiv.
[4] Pl. XXXIII, fig. 7 et 8.

lantes : nous reconnaissons immédiatement les ovules que nous avons déjà observés dans l'endoderme du polype avant qu'il y ait aucune trace de bourgeon reproducteur. La lamelle intermédiaire passe par-dessus ces ovules et les sépare de l'ectoderme qui forme une enveloppe protectrice [1].

Dans la figure que j'ai donnée, on voit, dans le diverticulum formé par les parois du corps du polype, des ovules qui occupent le sommet de ce bourgeon : à la base du bourgeon, on voit un ovule qui est encore dans les parois du corps du polype lui-même, mais qui est en train de passer dans le jeune bourgeon. C'est ce que nous avons observé pour les espèces précédentes : les ovules sont des cellules de l'endoderme différenciées du polype lui-même, qui passent à un certain moment dans l'intérieur d'un diverticulum en cul-de-sac formé par les parois du corps de ce polype, et ce diverticulum en se développant deviendra une méduse.

Il y a loin de ce que nous décrivons à ce que l'on croyait jusqu'à présent, puisque l'on pensait que c'était dans la méduse bien développée que naissaient les éléments sexuels. Comment les ovules arrivent-ils des parois du corps du polype dans l'intérieur du diverticulum? Je crois que les cellules différenciées qui se rencontrent dans l'endoderme du polype sont entraînées, au moment de la formation du diverticulum, avec les tissus environnants par la croissance de ces tissus. Mais je crois en outre que ces ovules ont, comme l'a déjà soutenu M. Weismann pour d'autres espèces, un mouvement de locomotion propre, car les ovules qui primitivement se trouvaient isolés et éloignés les uns des autres finissent par se trouver réunis ensemble dans l'intérieur du diverticulum et la progression des tissus due à leur accroissement ne peut pas expliquer à elle seule comment des éléments primitivement écartés les uns des autres peuvent finir par être groupés les uns à côté des autres.

Ainsi le passage des ovules de l'intérieur du polype lui-même dans la jeune méduse ne peut pas être mis en doute : j'ai observé un fait qui m'a encore éclairé sur ce point. J'ai trouvé un individu de l'espèce qui nous occupe dans lequel une partie des organes avaient avorté pour un motif que je ne connais pas : il ne possédait pas d'ouverture ou d'orifice buccal à son extrémité supérieure ; les tentacules étaient absents et toute la partie supérieure du corps, tenta-

[2] Pl. XXXIII, fig. 7 et suiv.

cules, hypostome, etc., était représentée par un simple petit tubercule fermé à son sommet, qui surmontait la région du corps sur laquelle bourgeonnent les méduses. A gauche, on trouvait dans cette région une méduse : au-dessus et au-dessous du pédicule de cette méduse, l'endoderme du polype était rempli de cellules différenciées assez petites, qui n'étaient pas encore passées dans cette méduse ; mais à droite il ne s'était pas formé de méduse et on voyait de ce côté, *dans l'intérieur du polype lui-même*, des œufs très gros et presque complètement développés, qui, n'ayant pu passer dans une méduse, avaient continué à se développer sur place dans l'intérieur du polype lui-même et avaient atteint là leur développement presque complet.

Je regrette de n'avoir pu suivre ce phénomène plus loin ; j'aurais voulu voir aussi si ces œufs seraient arrivés dans l'intérieur du polype lui-même à leur maturité complète, ou si, au contraire, il est nécessaire, pour qu'ils soient aptes à être fécondés et à se développer ensuite, qu'ils émigrent et abandonnent les parois du corps du polype où ils ont pris naissance.

Voyons maintenant comment la méduse continue à se développer, car il y a une très grande différence entre le diverticulum en cul-de-sac que nous venons de voir et une méduse complète.

Dans un bourgeon encore très jeune, mais cependant un peu plus avancé que celui que nous avons vu précédemment, on commence à voir au sommet du diverticulum un léger enfoncement de l'endoderme : cette couche se sépare en ce point de l'ectoderme et s'enfonce en s'invaginant légèrement [1]. A partir de ce moment, cet enfoncement de l'endoderme va s'accentuer de plus en plus [2]; car, en même temps que cet enfoncement de la partie centrale de l'endoderme s'effectue, sur les bords du sommet du diverticulum, là où l'endoderme et l'ectoderme sont accolés comme auparavant, il se produit en quatre points différents symétriques et placés à angles droits par rapport les uns aux autres des sortes de processus de l'endoderme qui tendent au contraire à entraîner l'ectoderme en dehors. On comprend facilement que, à cause de ces deux phénomènes différents, d'un côté l'enfoncement centripète de la partie centrale de l'endoderme au sommet du diverticulum, et de l'autre

[1] Pl. XXXIII, fig. 8.
[2] Pl. XXXIII, fig. 9.

côté les processus centrifuges de ce même endoderme en quatre points différents sur les bords du sommet du diverticulum qui entraînent l'ectoderme en dehors, l'endoderme du sommet du jeune bourgeon soit de plus en plus séparé de l'ectoderme.

On peut déjà reconnaître à cet état quelques-unes des parties essentielles qui constitueront la méduse : la partie centrale de l'endoderme qui s'invagine et s'enfonce de plus en plus, représente ce qui sera un peu plus tard la couche interne ou l'endoderme du manubrium : quant aux quatre processus qui se forment sur les bords du sommet du bourgeon, ils représentent l'origine de la formation des canaux rayonnants [1].

Les mêmes phénomènes se continuent, d'un côté l'enfoncement de la partie centrale qui doit former le manubrium, de l'autre la formation des quatre processus latéraux qui indiquent la formation des canaux rayonnants. On peut voir dans un état plus avancé la partie centrale du sommet du bourgeon enfoncée et renfermant plusieurs ovules, et sur les côtés deux processus en forme de doigt de gant ; c'est le commencement des canaux rayonnants et l'endoderme de ce processus est la couche interne ou l'endoderme qui plus tard délimitera les canaux rayonnants. Il va sans dire que puisque le plan de la figure passe par deux de ces canaux rayonnants, les deux autres ne peuvent être figurés et sont situés à angle droit en avant et en arrière du plan du dessin. Puisque nous avons déjà dans ce jeune bourgeon quelques-unes des parties essentielles qui constituent la méduse bien développée, nous devons remarquer un fait intéressant : c'est qu'à ce moment les ovules qui occupent l'endoderme sont situés aussi bien dans l'endoderme de ce qui sera plus tard le manubrium, que dans l'endoderme des canaux rayonnants. Or, nous savons que dans les espèces qui ont un polype nu ou recouvert seulement par un périderme chitineux sans calyce autour de chaque polype, espèces qui constituent le sous-ordre des Tubulaires, c'est un caractère presque constant que les œufs, ou d'une manière plus générale les éléments sexuels, occupent seulement les parois du manubrium de la méduse de ces espèces, et non pas les parois des canaux rayonnants : c'est un des caractères sur lesquels est basée la classification des Hydraires. Que sont donc devenus dans la méduse adulte les ovules qui occupaient primitivement les parois des canaux

[1] Pl. XXXIV, fig. 2, et pl. XXXIII, fig. 9.

rayonnants? Retenons bien ce fait pour le moment ; j'en donnerai plus tard l'explication, lorsque nous aurons étudié parallèlement ce qui se passe dans les méduses chez lesquelles les éléments sexuels se rencontrent au contraire seulement dans les canaux rayonnants et non dans le manubrium : c'est, nous le savons, un des caractères distinctifs du sous-ordre des Campanulaires, qui comprend les espèces qui sont revêtues par un périsarc chitineux qui forme un calyce autour de chaque polype.

Jusqu'à présent nous avons vu l'ectoderme favoriser par la croissance de ses tissus le développement de l'endoderme des canaux rayonnants sans participer encore au mouvement d'invagination de la partie centrale qui doit former l'endoderme du manubrium. Nous savons même que l'endoderme de ce manubrium et l'ectoderme de la partie centrale du sommet du jeune bourgeon se sont séparés de plus en plus. Bientôt sur toute la surface du bourgeon, et sans que j'aie pu voir exactement à quel moment ce phénomène se passait, l'ectoderme se divise en deux couches distinctes, l'une extérieure, fort mince, transparente et sans structure apparente ; c'est une sorte de cuticule ; l'autre interne, épaisse et comprenant la plus grande partie de l'ectoderme primitif. Ces deux couches ont des fonctions très différentes : la couche externe, la plus mince, est seulement destinée à envelopper et à protéger la jeune méduse jusqu'au moment où elle se sépare du polype qui la porte : elle se détruit alors à son extrémité, laisse échapper la jeune méduse et reste adhérente au polype hydraire, tandis que la méduse devient libre et indépendante. J'ai souvent trouvé sur des polypes, aux points où des méduses s'étaient détachées, une membrane transparente flétrie et ratatinée : ce n'est pas autre chose que cette couche externe de l'ectoderme vide, après que la méduse qu'elle renfermait s'est échappée. Avant même que la méduse soit bien développée, cette couche externe n'est en général plus adhérente avec elle ; un intervalle la sépare des tissus vivants de la méduse sur toute sa surface, et elle n'est plus adhérente que sur le pédicule de la méduse au point où elle se rattache au polype[1].

La couche interne de l'ectoderme a une fonction toute différente : elle est destinée à se mouler extérieurement contre l'endoderme qui s'est invaginé et contre les processus endodermiques qui sont l'en-

[1] Pl. XXXIV, fig. 5 et suiv.

doderme des canaux rayonnants, et elle formera l'ectoderme du manubrium, des canaux rayonnants et de l'ombrelle. En effet, à partir du moment où l'ectoderme s'est divisé en deux couches, la plus interne suit exactement les contours de l'endoderme en s'appliquant et en se moulant contre lui, au lieu d'en être séparée comme l'était jusqu'à ce moment l'ectoderme au sommet du diverticulum. On peut voir, sur la figure 3, l'endoderme et la couche interne de l'ectoderme accolés dans toute leur longueur, tandis que la couche externe de l'ectoderme est séparée de la couche interne précisément au sommet du bourgeon, là où l'ectoderme tout entier était séparé de l'endoderme avant sa division en deux couches. De plus, le manubrium constitué maintenant par ses deux couches, au lieu de rester déprimé au fond du bourgeon, comme il l'était jusqu'alors, se relève et prend la forme d'un cône dont le sommet est dirigé vers l'extrémité libre du bourgeon. C'est au sommet de ce cône que se formera tard plus un orifice qui traverse l'ectoderme et l'endoderme et qui sera la bouche de la méduse [1]. Nous avons maintenant une méduse dans laquelle on peut reconnaître toutes les parties principales qui se rencontreront dans la méduse complètement développée. On trouve les canaux rayonnants dont la cavité se continue avec la cavité digestive de la méduse et du polype et on voit les cils vibratiles de l'endoderme de ces canaux rayonnants qui produisent un courant assez vif de granulations à leur intérieur, absolument comme dans la cavité centrale de la méduse et la cavité gastro-vasculaire du polype [2].

J'ai indiqué comment se forment le manubrium de la méduse et les canaux rayonnants par l'invagination successive de l'endoderme et de la couche interne de l'ectoderme, et par le développement dans une direction centrifuge de quatre processus qui sont l'origine des canaux rayonnants : ces quatre processus placés symétriquement et à angles droits par rapport les uns aux autres sont d'abord indépendants ; ce sont des cæcums qui ne communiquent entre eux que par leur base, où ils débouchent dans la cavité centrale de la méduse. Plus tard il s'établira à leur sommet une communication qui les mettra en rapport les uns avec les autres : cette communication sera le canal circulaire que l'on rencontrera au bord libre de l'ombrelle ; mais il faut que je dise maintenant quelques mots sur

[2] Pl. XXXIV, fig. 3.
[3] Pl. XXXIV, fig. 5 et suiv.

la manière dont se forme l'ombrelle, car jusqu'à présent je n'ai parlé que de la partie de l'ombrelle qui renferme les canaux rayonnants. En effet, nous n'avons pas oublié que, avant que la couche interne de l'ectoderme vienne se mouler sur l'endoderme et s'invagine à son tour, les quatre canaux rayonnants avaient débuté par quatre processus de l'endoderme qui s'étaient avancés vers le sommet du bourgeon en repoussant l'ectoderme devant eux. On voit, sur la figure 2, deux de ces processus de profil [1].

Lorsque l'ectoderme, après s'être divisé en deux couches, s'est invaginé à son tour, il suit exactement les contours de l'endoderme et par conséquent les contours de l'endoderme des quatre canaux rayonnants. Mais nous savons que ces quatre canaux rayonnants sont indépendants les uns des autres et forment quatre processus qui s'avancent vers le sommet du bourgeon : donc, dans les intervalles qui séparent les canaux rayonnants, la partie de l'ectoderme qui s'est invaginée se trouve en contact avec la partie de l'ectoderme non invaginée située en face et en dehors d'elle et elle s'accole avec elle, tandis que dans les quatre parties où se trouvent les canaux rayonnants, la portion de l'ectoderme invaginée a été séparée de la portion non invaginée située en face par l'endoderme des canaux rayonnants.

J'ai figuré deux bourgeons reproducteurs à deux états différents de développement, pour bien montrer comment les choses se passent [2]. Dans la figure 1, la jeune méduse n'est encore qu'un simple diverticulum des parois du corps du polype ; elle correspond à peu près à la figure 7 de la planche précédente, où on voit ce diverticulum de profil. On voit simplement l'ectoderme, la lamelle intermédiaire et l'endoderme avec ses cils vibratiles dans la cavité centrale. La figure 4 représente en coupe optique une méduse vue de face lorsque l'ectoderme s'est divisé en deux couches secondaires, que l'endoderme et la couche interne de l'ectoderme se sont invaginés pour former les canaux rayonnants et le manubrium.

Avant que l'ectoderme s'invagine, les canaux rayonnants n'étaient délimités que par les quatre processus de l'endoderme ; lorsque la couche interne de l'ectoderme s'est invaginée à son tour, elle a recouvert ces quatre canaux rayonnants qui se sont ainsi trouvés

[1] Pl. XXXIV, fig. 2.
[1] Pl. XXXIV, fig. 1 et 4.

délimités par une couche endodermique et plus extérieurement par une couche ectodermique ; mais dans les intervalles, entre les canaux rayonnants, la partie de l'ectoderme qui s'est invaginée s'est trouvée en contact avec la partie de l'ectoderme non invaginée et s'est accolée avec elle ; ce sont ces deux couches ectodermiques accolées qui forment l'ombrelle dans les intervalles situés entre les canaux rayonnants.

Allman a donné des noms différents aux différentes parties de l'ectoderme de la méduse suivant que cette couche constitue telle ou telle partie de la méduse. On appelle ectothèque la couche externe de l'ectoderme qui sert d'enveloppe à la méduse jusqu'au moment où elle deviendra libre. Quant à la couche interne de ce même ectoderme qui s'est invaginé, on appelle mésothèque la partie de cette couche interne qui forme l'ectoderme des canaux rayonnants et de l'ombrelle : la partie de cette même couche interne de l'ectoderme qui forme l'ectoderme du manubrium s'appelle endothèque.

Nous voyons que les œufs constituent une grande partie de l'épaisseur de l'endoderme du manubrium et qu'ils contribuent à délimiter la cavité centrale de la méduse[1] : ces œufs sont en effet en contact par leur face externe avec la lamelle intermédiaire et par leur face interne directement avec la cavité gastro-vasculaire. Mais la méduse est encore loin d'être complètement développée et nous allons maintenant observer ce que nous avons déjà vu dans les espèces précédentes : les œufs vont cesser d'intervenir dans la délimitation de la cavité gastro-vasculaire, parce que les cellules de l'endoderme non différenciées se multiplient par division, très rapidement, et constituent *au-dessous* de ces œufs une couche endodermique non différenciée continue, qui les sépare de la cavité gastro-vasculaire[2]. On voit déjà cette couche endodermique de nouvelle formation au-dessous des œufs dans la figure 5 ; on la voit encore bien mieux dans la figure 6, où elle est séparée des œufs par une sorte de membrane qu'elle a sécrétée par sa face externe et qui est en contact avec les œufs. Cette membrane ressemble tout à fait à la lamelle intermédiaire. En même temps, par la formation de cette couche endodermique de nouvelle formation et par le développement des œufs qui atteignent une taille considérable, l'ectoderme du manubrium, ce

[1] Pl. XXXIV, fig. 3.
[2] Pl. XXXIV, fig. 5.

que nous avons appelé il y a un instant l'endothèque[1], est comprimé de plus en plus, et cet endothèque se réduit bientôt à une simple couche très mince, très transparente, qui se confond avec la lamelle intermédiaire et passe avec elle par-dessus les œufs et les recouvre[2]. Il en résulte que si l'on ne tient pas compte des phénomènes que nous venons de décrire et que l'on observe par exemple une méduse à l'état représenté par la figure 6, on est exposé à prendre l'endoderme de nouvelle formation qui passe sous les œufs pour le véritable endoderme et les œufs pour la couche ectodermique ; car, dans ce cas, le véritable ectoderme et la lamelle intermédiaire ne forment plus qu'une couche très mince qui passe par-dessus les œufs, et l'on croirait bien plus que la lamelle intermédiaire est représentée par la membrane qui sépare les œufs et l'endoderme de nouvelle formation situé au dessous. C'est là, je pense, ce qui a induit en erreur Grobben et qui le porte à croire que les œufs, comme les spermatozoïdes, proviennent de l'ectoderme : il a sans doute observé seulement des méduses bien développées et avec les apparences que nous venons d'étudier; car je crois que si l'on suit le développement d'une méduse, il est impossible de ne pas reconnaître que les œufs sont des cellules de l'endoderme différenciées : mais il faut, pour cela, observer de très jeunes méduses, car sans cela, dans des méduses bien développées, la division des couches primitives en couches secondaires et le développement prédominant de certaines parties exposent à des erreurs d'interprétation.

J'aurais encore beaucoup de détails à ajouter relativement au développement de la méduse ; mais je ne puis pas cependant m'étendre davantage. Je dois ajouter cependant que lorsque le développement de la méduse commence à être assez avancé, les œufs atteignent dans les parois du manubrium une taille considérable : de plus les œufs et la couche d'endoderme de nouvelle formation située au dessous deviennent de plus en plus nettement séparés par la membrane que cet endoderme sécrète par sa face externe. Quant à l'ectoderme et à la lamelle intermédiaire du manubrium, ils sont réduits à une simple membrane qui passe par-dessus les œufs[3].

En même temps, la cavité des canaux rayonnants, comprimés par le développement des tissus, devient plus étroite et le diamètre de

[1] Pl. XXXIV, fig. 5.
[2] Pl. XXXIV, fig. 8.
[3] Pl. XXXIV, fig. 5 et 6.

ces canaux est à peu près égal dans toute leur longueur : les tentacules commencent à paraître sur les bords libres de l'ombrelle, en même temps que les bords internes de l'ombrelle s'avancent à la rencontre l'un de l'autre et indiquent le commencement de la formation du voile. Il faut aussi noter que, à partir de ce moment, on ne trouve plus les ovules qui, dans les premiers temps de la formation de la méduse, se rencontraient dans l'endoderme des canaux rayonnants : on ne voit plus actuellement des œufs que dans les parois du manubrium. Le manubrium se perfore à son extrémité libre pour former la bouche. L'ectothèque se sépare de la méduse et il n'adhère plus qu'au point où son pédicule se rattache au polype. La couche interne de l'ectoderme qui forme l'ombrelle, le mésothèque, est remplie de petits nématocystes.

La figure 6 représente une méduse sur le point de se séparer du polype et de sortir de l'ectothèque. A cet état, on observe des mouvements saccadés de la méduse qui contracte son ombrelle dans l'intérieur de l'ectothèque ; son pédicule se rompt, elle déchire l'ectothèque qui la protégeait et s'échappe pour mener maintenant une vie indépendante.

J'ai représenté une méduse libre[1] qui vient de se séparer du polype : elle n'a encore que quatre tentacules, plus tard il s'en développera quatre autres dans les intervalles situés entre les premiers. On voit les œufs qui occupent les parois du manubrium : l'endothèque, c'est-à-dire l'ectoderme du manubrium, et la lamelle intermédiaire sont réduits à une simple membrane très mince qui passe pardessus les œufs. A la base du manubrium, vers la bouche, on trouve quatre prolongements très contractiles qui forment comme quatre lèvres munies chacune d'une sorte de pelote de nématocystes : ces nématocystes sont supportés chacun par une petite baguette qui s'agite sans cesse, et ils sont ainsi presque toujours en mouvement[2].

On reconnaît sur le polype le point où s'est détachée la méduse par un petit mamelon qui est un restant du pédicule, et sur la méduse on trouve une légère dépression au sommet de l'ombrelle. Quelquefois aussi, lorsqu'une méduse vient de se séparer du polype, on retrouve sur celui-ci, au point où elle était fixée, l'ectothèque qui

[1] Pl. XXXIV, fig. 7.
[2] Pl. XXXIV, fig. 9.

enveloppait la méduse et qui est resté fixé au polype après que la méduse est devenue libre; mais son adhérence est peu considérable et se détache très facilement.

§ 6. *Obelia geniculata. Origine de l'œuf et développement de la méduse.*

Cette espèce appartient au sous-ordre des Campanulaires : elle est revêtue d'une enveloppe chitineuse qui forme un calyce autour de chaque polype. Elle ressemble beaucoup comme aspect général à la *Campanularia flexuosa* ou à la *C. angulata ;* mais les bourgeons reproducteurs sont des méduses qui deviennent libres et se détachent du polype sur lequel elles ont bourgeonné.

On la trouve à Roscoff, fixée sur les grandes Laminaires de l'herbier, pendant l'été, en colonies très nombreuses.

Je ne connais pas de travail spécial sur l'origine des éléments sexuels de cette espèce. On considère cependant jusqu'ici que les éléments sexuels prennent toujours naissance dans la méduse même. Weismann, qui a souvent examiné plusieurs espèces d'*Obelia* en voie de produire des méduses, pour voir si les ramifications contenaient dans le cœnosarc des cellules sexuelles, n'a jamais pu observer rien de semblable et il soutient que les produits sexuels se forment toujours dans la méduse : pour cet auteur, c'est sans aucun doute un hydroïde blastogone, c'est-à-dire qu'elle appartient aux hydroïdes chez lesquels les cellules sexuelles se forment dans les bourgeons sexués. Il ne dit pas si c'est aux dépens de l'endoderme ou de l'ectoderme que ces cellules sexuelles se forment.

Pendant l'été dernier, après avoir terminé les observations que je viens de décrire dans le paragraphe précédent sur la *Podocoryne carnea*, j'ai songé à étudier l'*Obelia geniculata*, que je pouvais me procurer très facilement, afin d'avoir un type d'Hydraires ayant une méduse libre et appartenant au groupe des Campanulaires. Je dois dire dès maintenant que je ne puis partager en rien l'opinion de M. Weismann. Ce que j'avais trouvé dans la *Podocoryne carnea*, je l'ai revu dans l'espèce qui nous occupe maintenant à tous les points de vue : je ne m'étendrai donc pas longuement sur les détails, puisque sur la plupart des points je pourrais répéter exactement ce que j'ai déjà dit.

Dans le cœnosarc de la tige, avant l'apparition de tout bourgeon

sexué, on trouve dans l'endoderme des cellules différenciées [1]. Elles contribuent à délimiter la cavité gastro-vasculaire avec laquelle elles sont en contact immédiat par leur face interne, tandis que par leur face externe elles sont en contact avec la lamelle intermédiaire. Ce sont des ovules. On rencontre dans le cœnosarc de la tige de ces ovules à différents degrés de développement ; ils sont cependant, en général, plus petits que ceux de la *Podocoryne carnea* : je n'ai jamais rencontré, même dans les points où allait se former un bourgeon sexué, des ovules aussi développés que dans les espèces précédentes. On peut voir dans la figure que je viens d'indiquer plus haut, dans l'endoderme de la tige centrale, trois cellules différenciées plus brillantes et plus claires que les tissus voisins et qui font un peu saillie dans l'intérieur de la cavité gastro-vasculaire de la colonie, étant retenues du côté extérieur par la lamelle intermédiaire.

Ces cellules différenciées, éparses d'abord dans une grande partie de la colonie, se réunissent, à cause probablement d'un mouvement indépendant de locomotion propre à elles-mêmes, dans les points où doivent se former les gonangiums, c'est-à-dire à l'aisselle d'un rameau secondaire.

Dans l'espèce précédente, chaque bourgeon sexué était destiné à former une méduse : ici il n'en est pas de même ; le bourgeon qui va se former nous donnera non pas une méduse unique, mais un blastostyle, c'est-à-dire un axe central, sur les côtés duquel bourgeonnent un certain nombre de méduses. Je n'insiste pas sur la manière dont se développe le blastostyle : je me suis étendu sur ce sujet à propos de la *Plumalaria échinulata* et les choses se passent de la même façon. Je dirai simplement que c'est un diverticulum en cul-de-sac des parois du corps du polype. Ce diverticulum s'allonge en entraînant par la croissance de ses tissus les cellules de l'endoderme différenciées : ces cellules différenciées, ou pour mieux dire ces ovules, occupent l'endoderme du blastostyle, et c'est sur les côtés de ce blastostyle, aux points où ces ovules se rassemblent en certain nombre que se formeront des diverticulums en culs-de-sac secondaires qui seront les vrais bourgeons sexués, destinés à devenir des méduses. Sur le blastostyle, les bourgeons sexués les plus mûrs sont situés au sommet, et les plus jeunes à la base. On a quelquefois ainsi dans un même gonangium à peu près tous les états de développement d'une méduse.

[1] Pl. XXXV, fig. 1.

En observant donc un gonangium à sa base, on trouve de très jeunes méduses qui se développent sur le blastostyle. C'est d'abord un diverticulum des parois de ce blastostyle : l'endoderme renferme de nombreuses cellules différenciées à ce niveau. On peut voir sur une figure que j'ai donnée du pédicule d'un gonangium, l'endoderme et l'ectoderme du blastostyle qui forment un diverticulum : on voit plusieurs ovules dans l'endoderme de ce diverticulum ; c'est un bourgeon aussi jeune que possible, destiné à devenir une méduse. Nous pouvons déjà tirer une conclusion de ce que nous venons de voir. Dans la *Podocoryne carnea* et dans l'*Obelia geniculata* la méduse n'a été au début qu'un simple diverticulum de l'ectoderme et de l'endoderme ; mais dans la première espèce ce diverticulum est formé directement par les parois du corps du polype, dans la seconde il est formé par les parois du blastostyle. Nous savons, d'un autre côté, que chez la *Podocoryne carnea* le polype qui est destiné à porter des méduses diffère du polype nourricier soit par la taille, soit par le nombre des tentacules qui est moins considérable ; c'est un individu qui est destiné à la reproduction et adapté à cette fonction : le blastostyle que nous rencontrons chez l'*Obelia geniculata* n'est pas autre chose non plus qu'un individu adapté à la reproduction et qui n'est plus capable de remplir les fonctions d'individu nourricier. Il ne faut par conséquent pas croire que dans l'*Obelia geniculata* il y ait un terme de plus que dans la *Podocoryne carnea*, à savoir le blastostyle. Non : les individus nourriciers proprement dits et dépourvus de bourgeons reproducteurs de la *Podocoryne carnea* correspondent aux polypes nourriciers de l'*Obelia geniculata* ; les individus qui portent les bourgeons reproducteurs et qui sont plus ou moins rudimentaires comme individus nourriciers sont de véritables blastostyles et correspondent au blastostyle de l'*Obelia geniculata* sur lequel bourgeonnent les méduses : seulement dans un cas, celui de la *Podocoryne carnea*, les différents individus adaptés à des fonctions différentes se dressent isolément en divers points de l'hydrorhize, tandis que chez l'*Obelia geniculata*, ils viennent se rattacher à une même tige centrale.

Revenons maintenant au développement de la méduse : dans une méduse un peu plus âgée que celle que nous venons de voir tout à fait à la base du gonangium, le diverticulum en cul-de-sac s'accentue. La cavité centrale de ce diverticulum est en communication avec celle de la cavité gastro-vasculaire de la colonie, et l'on observe

un courant très vif de granulations dû aux cils vibratiles de l'endoderme de ce cul-de-sac. L'endoderme renferme un certain nombre d'ovules par-dessus lesquels passe la lamelle intermédiaire : l'ectoderme atteint une certaine épaisseur ; il est recouvert par une couche ectodermique qu'Allman appelle la membrane commune, qui se distingue de la couche précédente, et qui recouvre dans toute l'étendue du gonangium l'ensemble des jeunes bourgeons. Cette couche envoie de nombreux prolongements très délicats à la face interne de la capsule chitineuse qui enveloppe tout le gonangium [1].

Nous allons retrouver dans les divers états du développement de la méduse absolument ce que nous avons observé chez la *Podocoryne carnea*.

Jusqu'à ce moment l'ectoderme et l'endoderme du diverticulum sont accolés l'un à l'autre. Mais bientôt l'endoderme, tout en restant accolé en grande partie à l'ectoderme, s'enfonce au sommet du bourgeon reproducteur et s'invagine ; en même temps, sur les bords des parties qui restent accolées à l'ectoderme, paraissent à angles droits quatre processus qui repoussent devant eux l'ectoderme : ces quatre processus formés par l'endoderme sont la première apparition des canaux rayonnants et la partie centrale de l'endoderme qui s'invagine formera l'endoderme du manubrium. Cet endoderme du manubrium après être resté un certain temps situé dans un même plan perpendiculaire au grand axe du diverticulum, se recourbe sur lui-même en forme de cône dont le sommet est dirigé vers le sommet du bourgeon : il délimite une cavité qui est en communication directe avec la cavité gastro-vasculaire et qui sera plus tard la cavité digestive proprement dite de la méduse. On peut voir sur les figures que j'ai données les divers phénomènes du développement de la méduse [2] : c'est tout à fait ce que nous avons observé chez la *Podocoryne carnea*. Il faut remarquer qu'ici comme dans cette dernière espèce on voit, dans la jeune méduse, les ovules dans l'endoderme, et aussi bien dans l'endoderme de ce qui sera le manubrium, que dans l'endoderme des canaux rayonnants. Nous avons déjà appelé l'attention sur ce fait dans le paragraphe précédent au sujet du développement de la méduse de la *Podocoryne carnea* : or, la *Podocoryne carnea* appartient, nous le savons, au sous-ordre des Tubu-

[1] Pl. XXXV, fig. 3 et suiv.

[2] Pl. XXXV, fig. 4 et 5.

laires : les méduses des espèces qui appartiennent à ce groupe ont les éléments sexuels situés dans l'épaisseur des parois du manubrium. L'*Obelia geniculata*, au contraire, appartient au sous-ordre des Campanulaires et les méduses des espèces qui appartiennent à ce groupe ont leurs éléments sexuels situés dans les parois des canaux rayonnants : ce sont là des caractères importants sur lesquels reposent les grandes divisions des Hydraires. Ainsi un des principaux caractères distinctifs de ces deux grands groupes est que dans un cas les éléments sexuels occupent l'épaisseur des parois du manubrium, dans l'autre cas, l'épaisseur des parois des canaux rayonnants, et cependant dans des méduses très jeunes appartenant à des espèces de ces deux groupes on trouve des ovules, aussi bien dans l'endoderme du manubrium que dans l'endoderme des canaux rayonnants. Comment cela se fait-il ? Que sont devenus d'un autre côté les œufs qui dans la méduse de la *Podocoryne carnea* se trouvaient dans l'endoderme des canaux rayonnants, puisque dans la méduse adulte il n'y en a plus que dans les parois du manubrium ; et dans la méduse de l'*Obelia geniculata*, que sont devenus les œufs qui se trouvaient dans l'endoderme du manubrium, puisque dans la méduse adulte on n'en trouve plus que dans les parois des canaux rayonnants ? Je crois pouvoir conclure de mes observations qu'au début les méduses de ces deux espèces, et par conséquent de ces deux sous-ordres, sont semblables : on trouve chez chacune d'elles des ovules dans l'endoderme du manubrium et des canaux rayonnants ; seulement dans la méduse de la *Podocoryne carnea* ou, pour parler d'une façon plus générale, dans la méduse des espèces qui appartiennent au sous-ordre des Tubulaires, les œufs qui sont situés ailleurs que dans le manubrium n'arrivent pas à maturité et dans la méduse de l'*Obelia geniculata* ou plutôt dans les méduses qui appartiennent au sous-ordre des Campanulaires, les ovules situés ailleurs que dans les canaux rayonnants n'arrivent pas à maturité : de telle sorte qu'après avoir été semblables à leur origine, les méduses de ces deux grands groupes finissent par différer essentiellement.

Lorsque par l'invagination de l'endoderme et la formation des processus placés symétriquement à angles droits, on a déjà l'ébauche de ce qui sera plus tard le manubrium et les canaux rayonnants, l'ectoderme qui, jusqu'ici, n'a pas suivi l'invagination de l'endoderme, se divise en deux couches, l'une externe fort mince, très transparente et sans structure apparente ; elle ne sert qu'à protéger la jeune

méduse jusqu'au moment où elle se séparera du polype et elle restera, comme nous l'avons déjà vu pour la *Podocoryne carnea*, fixée au polype, après que la méduse est devenue libre ; dans l'espèce qui nous occupe ici, elle reste adhérente à la membrane commune, dont nous avons parlé plus haut et qui recouvre l'ensemble des jeunes méduses dans un gonangium; elle forme avec cette membrane commune une sorte de sac clos après la sortie de la méduse. Cette couche est l'ectothèque.

La couche interne de l'ectoderme est plus importante, elle double exactement l'invagination de l'endoderme en se moulant sur lui; elle formera l'ectoderme de l'ombrelle et des canaux rayonnants (mésothèque) et l'ectoderme du manubrium (endothèque). Je ne m'arrête pas plus longtemps sur tous ces détails que j'ai décrits longuement au sujet de la *Podocoryne carnea* et que montrent suffisamment les figures [1]. A cet état, on rencontre encore des ovules aussi bien dans l'endoderme du manubrium, que dans l'endoderme des canaux rayonnants; nous venons de voir que dans la méduse bien développée, on n'en trouve plus que dans l'épaisseur des parois des canaux rayonnants.

Lorsque la méduse est bien développée, elle s'agite dans l'intérieur de l'ectothèque qui l'emprisonne encore ; elle finit par la rompre, ainsi que la membrane commune qui recouvre l'ensemble des méduses d'un même gonangium et s'échappe pour nager librement à partir de ce moment.

A un faible grossissement on n'aperçoit pas d'œufs dans son intérieur [2]; mais à un grossissement un peu plus fort on voit très bien les ovules dans l'endoderme des canaux rayonnants [3]. Ces ovules sont généralement en plus grand nombre et plus développés en un certain point des canaux rayonnants, et à ce point, ils déterminent un renflement, une dilatation considérable des parois des canaux ; ils peuvent aussi être dispersés dans presque toute la longueur des canaux et alors à la place de la dilatation, du renflement en question il y a seulement un ou deux œufs plus gros que les autres [4].

A l'intérieur du canal rayonnant les cils vibratiles déterminent un courant très vif de granulations et de particules nutritives. Il arrive

[1] Pl. XXXV, fig. 5.
[2] Pl. XXXV, fig. 6.
[3] Pl. XXXV, fig. 7.
[4] Pl. XXXV, fig. 7.

parfois que les ovules sont fort difficiles à apercevoir dans les parois des canaux rayonnants de la méduse à cause de leur réfringence qui est à peu près la même que celle de l'ombrelle et de plus parce qu'ils sont d'une taille très petite relativement à ce que nous avons vu dans les espèces précédentes.

J'ai dit plus haut que pour l'espèce qui nous occupe ici et, en général, pour toutes celles qui appartiennent au sous-ordre des Campanulaires, c'est un caractère presque constant que les éléments sexuels occupent dans la méduse bien développée les parois des canaux rayonnants. On voit cependant dans la figure que je donne d'une méduse vue par en haut pour montrer les canaux rayonnants et les œufs, des œufs très petits et très jeunes qui occupent les parois du manubrium situées entre deux canaux rayonnants [1] ; il est vrai que c'est dans la partie tout à fait supérieure de la paroi du manubrium, dans cette partie qui forme comme un vestibule aux quatre canaux rayonnants. Je n'ai pu suivre ces œufs et voir s'ils arrivent à maturité.

RÉSUMÉ.

Nous pouvons résumer les faits que nous venons de décrire, en disant que dans les espèces que nous avons étudiées et qui ont leur génération sexuée représentée soit par des gonophores qui restent toujours fixés au polype (sporosacs), soit par une demi-méduse, c'est-à-dire un bourgeon sexué qui présente presque toutes les parties essentielles de la méduse complète (ombrelle, canaux rayonnants, etc.); mais qui reste encore fixée constamment au polype, soit enfin par une méduse complète, et qui nage librement, les œufs prennent naissance dans le cœnosarc du polype lui-même avant l'apparition de tout bourgeon reproducteur; ce n'est donc pas, comme on le croit jusqu'à présent, dans l'intérieur de ces gonophores, de ces demi-méduses ou de ces méduses que naissent les œufs.

Ces œufs sont des cellules de l'endoderme du cœnosarc du polype différenciées, et l'on observe tous les passages entre une cellule endodermique ordinaire et un œuf bien développé.

Ces œufs sont entraînés par la croissance des tissus, et aussi par un mouvement de locomotion qui leur est propre, dans un diverti-

[1] Pl. XXXV, fig. 7.

culum en cul-de-sac formé par les parois du corps du polype ; ce diverticulum devient, en se développant, soit un gonophore destiné à être toujours fixé au polype (sporosac ou demi-méduse), ou une méduse libre.

Ainsi, je crois avoir démontré que, non seulement, dans les espèces qui ont des sporosacs qui restent toujours fixés au polype sur lequel ils ont bourgeonné, mais encore dans celles qui ont des méduses libres, ce n'est pas, comme on le croit, dans les gonophores ou les méduses que naissent les œufs, mais bien dans l'endoderme du cœnosarc du polype lui-même et les ovules ne sont que des cellules de cet endoderme différenciées.

Si les œufs ne prennent pas naissance dans les sporosacs et les méduses comme on le croit, il semble difficile de considérer ces individus comme les individus sexués et comme représentant la génération sexuée : le fait est surtout important pour les méduses que l'on considère par excellence comme représentant la génération sexuée, par opposition au polype que l'on considère comme représentant la génération asexuée. Il semble donc que, puisque les œufs naissent dans l'endoderme du cœnosarc du polype lui-même, les méduses et les sporosacs ne peuvent pas être considérés comme les individus sexués et comme représentant la génération sexuée dans les générations alternantes. On doit apporter des modifications dans les idées admises sur les générations alternantes et sur les deux termes de ces générations alternantes, à savoir : les individus que l'on considère comme représentant la génération asexuée (polypes), et ceux que l'on considère comme représentant la génération sexuée (sporosacs et méduses).

Depuis que ces observations ont été faites et terminées, j'ai voulu les vérifier par l'expérience et voir si ce ne serait même pas les éléments sexuels qui détermineraient la formation des gonophores et des méduses.

Pour cette expérience, j'ai eu recours à une espèce très abondante et dont j'ai parlé plus haut, la *Campanularia flexuosa*.

Je l'ai observée et suivie en hiver, à un moment où, à cause de la température du milieu où elle vit, elle ne présentait pas d'individus reproducteurs, mais seulement des individus nourriciers. Or, en la conservant dans des cuvettes de verre, dans une salle où la température est suffisamment élevée, et en la replaçant ainsi dans des conditions où elle peut produire par bourgeonnement des indi-

vidus reproducteurs, j'ai vu au bout de quelques jours certaines cellules de l'endoderme changer d'aspect et se transformer ; bientôt j'ai reconnu des ovules qui se sont développés. Comme dans les conditions normales, ces cellules de l'endoderme différenciées sont devenues des œufs.

La présence d'un certain nombre de ces ovules en certains points de la colonie a déterminé en ces mêmes points la formation d'un bourgeon en cul-de-sac qui est devenu un gonophore dans lequel ces produits sexuels ont fini par passer.

Il me semble donc bien démontré, que non seulement les produits sexuels ne naissent pas dans l'intérieur des gonophores et des méduses et que ces individus ne peuvent pas être considérés comme représentant la génération sexuée chez ces animaux, comme je l'ai déjà dit, mais que même c'est la présence d'un certain nombre d'éléments sexuels dans les parois de la colonie qui détermine en ces points la formation des gonophores et des méduses. Ainsi, loin d'être antérieurs aux œufs et aux spermatozoïdes, les gonophores et les méduses leur sont postérieurs.

CHAPITRE II.

ORIGINE ET DÉVELOPPEMENT DES SPERMATOZOIDES.

§ 1. *Origine des spermatozoïdes de la Campanularia flexuosa.*

Je ne reviens pas sur les diverses opinions relatives à l'origine endodermique ou ectodermique des éléments sexuels mâles. J'ai, au commencement du chapitre précédent, donné l'historique de la question au sujet de l'origine des éléments sexuels mâles ou femelles, et je n'y reviens pas ; je dois cependant rappeler que la diversité des opinions, déjà si complète lorsqu'il s'agit de l'origine de l'œuf, est poussée encore bien plus loin lorsqu'il s'agit de l'origine des éléments sexuels mâles.

M. Fraipont a étudié l'origine des éléments sexuels chez la *Campanularia flexuosa* et une espèce très voisine, la *C. angulata;* il tire de ses observations la conclusion que les œufs se développent aux dépens de l'endoderme et les spermatozoïdes aux dépens de l'ectoderme. Nous sommes de l'avis de M. Fraipont pour l'œuf, en ce sens que nous pen-

sons comme lui qu'il provient de l'endoderme ; mais avec cette différence capitale que pour M. Fraipont les ovules naissent dans l'intérieur du gonangium et que les œufs que l'on rencontre dans l'endoderme de la tige n'arriveront jamais à maturité, tandis que pour nous c'est, au contraire, dans l'endoderme de la tige que naissent les œufs et qu'ils passent ensuite dans le gonangium et les gonophores. Quant à l'origine des spermatozoïdes nous ne pouvons en aucune façon partager l'opinion de M. Fraipont.

Pour cet auteur, en effet, il suffit, pour résoudre la question de l'origine et du développement des produits sexuels mâles, d'étudier un gonangium mûr de la base au sommet, parce que l'on trouve des gonophores à tous les états de développement ; les plus jeunes de ces gonophores situés à la base du gonangium sont constitués par un diverticulum des parois du cœnosarc, c'est-à-dire par l'endoderme, l'ectoderme, et entre les deux la lamelle intermédiaire ; mais les cellules ectodermiques de ce diverticulum présentent des caractères spéciaux. Ces cellules ectodermiques différenciées constituent les premières cellules mères des spermatozoïdes. En résumé, pour cet auteur, les spermatozoïdes proviennent de l'ectoderme et naissent dans le gonangium. Nous allons maintenant exposer nos recherches personnelles ; nous verrons ensuite quelles conclusions nous pouvons en tirer. Pour nous, les cellules mères des spermatozoïdes ne naissent pas dans le gonangium. Dans une colonie mâle, on trouve dans l'endoderme de la tige, avant l'apparition de tout gonophore, de grosses cellules plus claires et plus brillantes qui contribuent à délimiter la cavité gastro-vasculaire de la colonie[1] ; ces cellules sont rondes et possèdent un gros noyau réfringent avec nucléole. Elles nous rappellent absolument comme situation dans l'endoderme de la colonie et comme aspect général les ovules dont nous avons parlé plus haut; ce sont les *cellules mères primaires* des spermatozoïdes. Elles sont plus difficiles à observer que les ovules, car les ovules atteignent souvent, même dans l'intérieur de la tige d'une colonie, une taille assez considérable qui attire l'attention ; de plus, ils sont reconnaissables à cause de la vésicule germinative.

C'est surtout dans la région du corps où doivent se développer les gonangiums que ces cellules endodermiques différenciées sont abondantes.

[1] Pl. XXXVI, fig. 1.

Si nous voulons maintenant suivre le développement d'un gonophore mâle, nous pouvons observer ce qui se passe à la base d'un gonangium ; dans le pédicule du gonangium nous retrouvons dans l'endoderme les mêmes cellules différenciées dont nous avons signalé la présence dans l'endoderme de la tige. Un peu plus haut, à la base du gonangium, on voit un diverticulum formé par l'endoderme, l'ectoderme et, entre les deux, la lamelle intermédiaire ; l'endoderme du diverticulum est occupé par les cellules différenciées et la lamelle intermédiaire passe *par-dessus* ces cellules et les sépare nettement de l'ectoderme[1]. Ces cellules mères des spermatozoïdes sont encore en contact immédiat avec la cavité gastro-vasculaire du diverticulum qu'elles contribuent à délimiter. On voit sur les figures plusieurs cellules mères primaires occupant l'endoderme du diverticulum : à la base du diverticulum dans l'endoderme du blastostyle, on voit deux cellules endodermiques différenciées qui passent dans le diverticulum entraînées par la croissance des tissus et probablement aussi par un mouvement de locomotion propre à ces cellules. Donc les cellules mères primaires sont des cellules de l'endoderme différenciées, et naissent dans la tige.

Dans un gonophore un peu plus avancé, on trouve que les cellules mères primaires, au lieu d'occuper une partie plus ou moins considérable de l'endoderme du diverticulum, comme cela avait lieu jusqu'à présent, sont en beaucoup plus grand nombre et, se touchant les unes les autres, forment une couche différenciée non interrompue ; cette couche endodermique différenciée, qui forme la paroi endodermique du diverticulum, représente le testicule très jeune et prend la forme d'un fer à cheval[2] ; mais en même temps que se forme le testicule aux dépens de la paroi endodermique du diverticulum, l'endoderme non différencié situé à la base du diverticulum, et qui est interrompu par la partie différenciée, se continue par la multiplication par division de ces cellules sous cet endoderme différencié devenu le testicule et reconstitue au-dessous de lui une couche endodermique continue non différenciée qui est la couche la plus interne du diverticulum. Cela était absolument nécessaire, car, puisque dans le diverticulum toute la paroi endodermique en forme de fer à cheval était différenciée pour former le testicule, comment ce testicule

[1] Pl. XXXVI, fig. 2.
[2] Pl. XXXVI, fig. 3.

aurait-il pu se nourrir et se développer? Il n'y avait plus, en effet, dans le diverticulum ou dans le jeune gonophore, d'endoderme non différencié pouvant remplir les fonctions digestives et nutritives, qui cependant sont absolument nécessaires au développement du testicule.

Ainsi maintenant ce testicule est compris entre cet endoderme de nouvelle formation qui le sépare de la cavité gastro-vasculaire et la lamelle intermédiaire qui passe complètement par-dessus la masse testiculaire. On voit bien ces détails dans la figure que j'ai donnée d'un gonophore mâle de la *C. flexuosa* situé à la base d'un gonangium [1]. On voit bien l'endoderme de nouvelle formation qui sépare le testicule de la cavité gastro-vasculaire et forme la couche la plus interne du diverticulum et la lamelle intermédiaire qui passe par-dessus le testicule.

Lorsque l'on suit les phénomènes comme nous venons de le faire, il n'est pas possible de conserver des doutes sur l'origine des éléments sexuels mâles; mais si l'on n'observe pas des gonophores aussi jeunes que possible, on s'expose à des erreurs d'interprétation. En effet, lorsque l'endoderme s'est reconstitué au-dessous du testicule, et le sépare de la cavité gastro-vasculaire, les cellules qui constituent cet endoderme sécrètent par leur face externe, celle qui est en contact avec le testicule, une membrane amorphe et transparente tout à fait semblable à la lamelle intermédiaire et qui se continue avec elle sur les bords du fer à cheval. Il en résulte que déjà à ce moment le testicule est compris entre deux membranes semblables, la vraie lamelle intermédiaire qui passe par-dessus et la membrane sécrétée par l'endoderme de nouvelle formation qui passe par-dessous. Si nous n'avions pas vu comment les choses se passent, nous hésiterions déjà pour reconnaître, dans ces deux membranes qui passent l'une par-dessus et l'autre par-dessous le testicule, quelle est la lamelle intermédiaire véritable. Mais les choses vont encore se compliquer, car le testicule augmente considérablement de volume ; la masse testiculaire comprime par son augmentation de volume la lamelle intermédiaire, et cette lamelle intermédiaire ainsi comprimée devient de moins en moins visible ; de telle sorte qu'en suivant la lamelle intermédiaire à la base d'un gonangium et en tâchant de la voir se continuer dans un gonophore, on dirait qu'elle se continue

[1] Pl. XXXVI, fig. 3 et 4.

non pas avec la vraie lamelle intermédiaire qui passe par-dessus la masse testiculaire, mais avec la membrane dont nous venons de parler qui est sécrétée par l'endoderme de nouvelle formation et qui passe par-dessous la masse testiculaire. Si l'on s'en tenait donc à ces apparences, on dirait que la lamelle intermédiaire passe dans le gonophore par-dessous la masse testiculaire et que par conséquent l'origine du testicule est ectodermique.

Voilà, je crois, quelles sont les apparences qui ont induit en erreur les auteurs qui prétendent que les spermatozoïdes sont d'origine ectodermique : ils ont observé des gonophores déjà trop avancés, et à cet état l'erreur est très facile à expliquer. Mais je crois que si l'on suit les phénomènes comme nous l'avons fait, on est obligé de reconnaître que les cellules mères des spermatozoïdes proviennent, comme les ovules, de cellules de l'endoderme du cœnosarc du polype lui-même, et que ces cellules endodermiques différenciées passent ensuite dans un diverticulum qui deviendra un gonophore.

J'ai donné une figure qui montre bien ces phénomènes [1] : on voit à la base du gonangium un gonophore dans lequel la masse testiculaire a atteint un certain développement et est séparée de la cavité gastro-vasculaire par l'endoderme de nouvelle formation qui s'est reconstitué. Si l'on s'en tenait aux apparences, nous pourrions hésiter dans cette figure pour savoir si la lamelle intermédiaire du reste du gonangium se continue avec la vraie lamelle intermédiaire qui passe par-dessus la masse testiculaire ou avec la membrane sécrétée par l'endoderme reconstitué au-dessous de cette masse testiculaire, et qui passe par-dessous. Or, un peu plus bas que le gonophore, dans le pédicule du gonangium, nous voyons une cellule de l'endoderme plus claire et plus brillante qui n'est autre chose qu'une cellule mère primaire qui occupe sa position véritable dans l'endoderme et est un témoin que le testicule est bien endodermique.

Nous venons de parler d'une membrane sécrétée par l'endoderme qui s'est reconstitué au-dessous du testicule, et qui est tout à fait semblable à la lamelle intermédiaire : j'ajouterai en passant que, d'après différents faits du même ordre que j'ai eu l'occasion d'observer, je crois que la lamelle intermédiaire n'est pas autre chose qu'un produit de sécrétion provenant de l'ectoderme et de l'endoderme accolés et dû pour une plus grande part à l'endoderme.

[1] Pl. XXXVI, fig. 3 et 4.

Nous avons vu que les cellules mères primaires des spermatozoïdes, après avoir formé une simple couche en forme de fer à cheval, sont arrivées à constituer une masse testiculaire qui augmente de plus en plus. Je crois que ce phénomène est dû à la division très rapide de ces cellules mères primaires : chacune d'elles, en effet, renferme plusieurs noyaux. Nous verrons plus loin comment se passent les autres phénomènes de la formation des spermatozoïdes.

§ 2. *Gonothyræa Loveni. Origine des spermatozoïdes.*

Suivant Bergh, les éléments sexuels mâles naissent dans cette espèce aux dépens de l'ectoderme [1] : à l'extrémité de très jeunes gonangiums apparaît un bourrelet constitué par des cellules ectodermiques, qui croît vers l'intérieur en refoulant l'endoderme devant lui. C'est ce qui constitue le testicule.

M. Weismann, qui a étudié la même espèce, confirme ces observations : il ajoute qu'il n'a pu poursuivre plus loin ces études, mais qu'il peut affirmer avec certitude que les cellules sexuelles mâles n'apparaissent pas dans le cœnosarc et naissent seulement dans les gonophores. Ainsi, pour ces deux auteurs, les éléments sexuels mâles proviennent de cellules ectodermiques et naissent seulement dans les gonophores.

Je regrette de ne pouvoir en rien partager cette opinion. Pour moi les éléments sexuels mâles *proviennent de cellules endodermiques différenciées et naissent dans le cœnosarc*. Ce que j'ai dit dans le chapitre précédent au sujet de la *Campanularia flexuosa*, je pourrais le répéter mot pour mot pour la *Gonothyræa Loveni*.

On trouve dans l'endoderme de la tige des colonies mâles, des cellules claires et brillantes plus grosses que les cellules environnantes ; ce sont les cellules mères primitives des spermatozoïdes. Elles possèdent un noyau réfringent avec nucléole [2]. Elles proviennent de cellules endodermiques différenciées. On les rencontre dans l'endoderme de la tige avant l'apparition de tout gonangium. Ces cellules mères sont entraînées dans un diverticulum formé par

[1] Bergh, *Studien über die erste Entwickelung der Eier von Gonothyræ Loveni* (*Morph. Jahrb.*, V, 1, 1879).

[2] Pl. XXXVI, fig. 6.

les parois du corps du polype et qui deviendra un gonangium. On peut voir dans un gonangium des gonophores à tous les états de développement : les plus mûrs sont situés au sommet, les plus jeunes à la base du gonangium ; dans le pédicule du gonangium, on trouve dans l'endoderme des cellules différenciées semblables à celles que nous avons observées dans l'endoderme de la tige.

Un gonophore très jeune est formé par un diverticulum des parois du blastostyle : l'endoderme du diverticulum est occupé par des cellules différenciées qui sont là encore, comme elles l'étaient dans l'endoderme de la tige, directement en contact avec la cavité gastro-vasculaire par leur face interne et avec la lamelle intermédiaire par leur face externe[1]. Bientôt, ces cellules différenciées constituent une masse en forme de fer à cheval qui est la masse testiculaire. Cette masse testiculaire est encore en contact direct par sa face interne avec la cavité gastro-vasculaire ; mais l'endoderme non différencié du diverticulum se multiplie rapidement par la division de ses cellules et reconstitue sous la masse testiculaire une couche d'endoderme non différencié continue qui passe par-dessous la masse testiculaire[2] ; cette couche d'endoderme de nouvelle formation est destinée à séparer la masse testiculaire de la cavité gastro-vasculaire ; c'est par l'intermédiaire de cette couche que s'effectueront les échanges de nutrition nécessaires au développement du testicule.

La couche endodermique de nouvelle formation qui passe par-dessous la masse testiculaire sécrète une membrane qui la sépare du testicule et qui est semblable à la lamelle intermédiaire[3]. Comme, d'un autre côté, la lamelle intermédiaire et l'ectoderme sont de plus en plus comprimés et diminués par la pression qu'exerce sur eux le testicule en augmentant de volume, il est très facile, si l'on s'en tient aux apparences, de prendre la membrane sécrétée par l'endoderme de nouvelle formation au-dessous du testicule pour la vraie lamelle intermédiaire, et de croire par conséquent que le testicule est d'origine ectodermique. C'est là, je pense, ce qui peut faire croire que les éléments sexuels mâles proviennent de l'ectoderme. La masse testiculaire augmente rapidement de volume par la multiplication par division des cellules mères[4]. Elle continue à être renfermée entre

[1] Pl. XXXVI, fig. 6.
[2] Pl. XXXVI, fig. 7.
[3] Pl. XXXVI, fig. 7 et suiv.
[4] Pl. XXXVI, fig. 8 et 9.

la membrane sécrétée par l'endoderme de nouvelle formation qui passe par-dessous, et la lamelle intermédiaire qui passe par-dessus.

Dans un gonophore complètement mûr, il est facile d'observer ces phénomènes ; on voit la membrane sécrétée par l'endoderme de nouvelle formation qui passe par-dessous la masse testiculaire et la lamelle intermédiaire qui passe complètement par-dessus cette même masse testiculaire[1] ; il est fort difficile à ce moment de dire quelle est la vraie origine des éléments sexuels et cela explique la divergence des opinions.

Au sommet du testicule on voit une formation cellulaire toute particulière qui apparaît lorsque le testicule est arrivé à maturité et que les spermatozoïdes sont sur le point de s'échapper. Ce sont des cellules réfringentes apparaissant au sommet du testicule et qui sont, je crois, destinées à ramollir et à dissoudre la lamelle intermédiaire en ce point; c'est par là, en effet, que l'évacuation des spermatozoïdes a lieu[2].

§ 3. *Podocoryne carnea. Origine des spermatozoïdes.*

Nous avons vu, en nous occupant de l'origine de l'œuf de cette espèce, que Grobben avait observé l'origine ectodermique des éléments sexuels. Nous savons ce qu'il faut en penser pour l'œuf : nous allons voir maintenant ce que nous avons observé pour les éléments sexuels mâles.

On trouve avant l'apparition de tout bourgeon reproducteur dans l'endoderme des polypes, surtout dans la région du corps où doivent bourgeonner les méduses, de grosses cellules brillantes et plus claires que les autres cellules de l'endoderme. Ces cellules contribuent à délimiter la cavité gastro-vasculaire avec laquelle elles sont en contact par leur face interne, tandis que leur face externe est en contact avec la lamelle intermédiaire. Ces cellules différenciées sont les cellules mères primaires des spermatozoïdes. On peut les dissocier ainsi que les cellules environnantes par l'acide acétique très étendu. Elles ressemblent absolument comme aspect et comme position à ce que nous avons vu pour les ovules, et à ce moment, si ce n'est leur taille qui est plus petite que celle des ovules, on ne pourrait savoir si l'on a affaire à des ovules ou à des cellules mères de spermatozoïdes.

[1] Pl. XXXVI, fig. 9.
[2] Pl. XXXVI, fig. 9, *a*.

Lorsqu'une méduse commence à paraître, c'est d'abord un simple diverticulum des parois du corps du polype : les cellules différenciées de l'endoderme passent dans ce diverticulum et en occupent l'endoderme. On peut voir dans un jeune bourgeon reproducteur des cellules mères primaires qui occupent la couche interne du cul-de-sac, et dans les parois du corps du polype lui-même, d'autres cellules endodermiques différenciées qui ne sont pas encore passées dans le diverticulum ou qui sont destinées à passer dans un autre bourgeon sexué[1]. La lamelle intermédiaire sépare nettement ces cellules différenciées de l'ectoderme et assurément on est forcé de reconnaître à ce moment que les cellules mères proviennent d'une cellule de l'endoderme différenciée.

La cavité centrale du cul-de-sac est en communication directe avec la cavité gastro-vasculaire et l'on voit un courant très vif de granulations dans son intérieur.

Les diverses phases du développement de la méduse sont absolument les mêmes que celles que nous avons décrites en parlant du développement de la méduse femelle de la même espèce ; nous ne nous étendrons donc pas longuement sur les détails.

Dans le cul-de-sac dont nous venons de parler et qui représente une méduse aussi jeune que possible, les deux couches des parois du corps, l'endoderme et l'ectoderme sont accolées l'une à l'autre dans toute leur étendue. Bientôt au sommet du bourgeon, l'endoderme se sépare de l'ectoderme et s'enfonce en s'invaginant : en même temps, sur les bords du bourgeon, à son sommet, se forment quatre processus de l'endoderme placés à angles droits, les uns par rapport aux autres. C'est le commencement des canaux rayonnants[2].

Ces processus s'avancent de plus en plus en repoussant devant eux l'ectoderme, tandis que la partie centrale s'enfonce et s'invagine davantage. Cette partie centrale représente ce qui formera l'endoderme du manubrium. A un moment, elle revient sur elle-même et forme un cône dont le sommet est dirigé vers le sommet du cul-de-sac. Les cellules différenciées que nous avons signalées se retrouvent dans l'endoderme, soit dans les parties accolées à l'ectoderme, soit dans la partie centrale qui s'est invaginée.

Jusqu'à ce moment, l'ectoderme n'a pas participé à cette invagi-

[1] Pl. XXXVII, fig. 1 et 2.
[2] Pl. XXVII, fig. 3.

nation de l'endoderme ; mais nous allons voir maintenant se séparer en deux couches, l'une externe très mince et amorphe : l'ectothèque, qui enveloppera complètement la méduse jusqu'au moment où elle deviendra libre, et reste alors adhérente au polype ; l'autre, plus épaisse : le mésothèque, qui en s'invaginant se moule exactement sur l'endoderme ; dans les points où se trouvent les canaux rayonnants formés par l'endoderme, la partie de l'ectoderme invaginée est séparée de la partie de l'ectoderme non invaginée, située en dehors et en face, par l'endoderme des quatre canaux rayonnants. Dans les intervalles intermédiaires entre les canaux rayonnants, la partie de l'ectoderme invaginée se trouve en contact avec la partie de l'ectoderme non invaginée, et ces deux couches s'accolent et se confondent pour former les parties de l'ombrelle intermédiaires entre les canaux rayonnants.

Comme nous le savons déjà, on donne le nom de *mésothèque* à l'ectoderme des canaux rayonnants et de l'ombrelle ; quant à la partie de l'ectoderme qui deviendra l'ectoderme du manubrium, on l'appelle l'*endothèque*.

La méduse continue à se développer enfermée dans l'ectothèque.

Jusqu'à ce moment, la masse testiculaire qui occupe l'endoderme du manubrium est en contact immédiat avec la cavité gastro-vasculaire ; mais l'endoderme non différencié se reconstitue au-dessous de cette masse testiculaire par la multiplication de ses cellules et forme sous cette masse testiculaire une couche d'endoderme non différenciée qui la sépare de la cavité gastro-vasculaire[1]. Cette couche endodermique de nouvelle formation sécrète bientôt une membrane qui ressemble tout à fait à la lamelle intermédiaire et qui passe au-dessous de la masse testiculaire[2]. En même temps l'endothèque, c'est-à-dire l'ectoderme du manubrium et la lamelle intermédiaire, deviennent fort minces par suite de la pression exercée par la masse testiculaire qui augmente de volume ; elles finissent par former une simple membrane qui passe par-dessus ce testicule.

Il en résulte que, grâce à cette couche d'endoderme non différenciée qui se reconstitue au-dessous de la masse testiculaire et qui sécrète au-dessous du testicule une membrane semblable à la lamelle intermédiaire; grâce aussi à la diminution progressive de la

[1] Pl. XXXVII, fig. 4, 5, 6.
[2] Pl. XXXVII, fig. 6 et 7.

lamelle intermédiaire et de l'ectoderme du manubrium, on peut très facilement croire, si l'on n'a pas suivi ces phénomènes dès leur début, que l'endoderme non différencié reconstitué au-dessous du testicule est le vrai endoderme, que la membrane que cet endoderme nouveau a sécrétée et qui passe par-dessous le testicule est la lamelle intermédiaire et que par conséquent cette masse testiculaire représente l'ectoderme du manubrium[1] : d'autant plus que l'on ne retrouve plus rien qui représente la lamelle intermédiaire et l'ectoderme du manubrium.

Voilà, je crois, comment on a pu soutenir que l'origine des éléments sexuels mâles est ectodermique ; nous avons vu plus haut que pour les œufs il en était de même.

Bientôt le pédicule de la méduse se rompt ; elle se détache du polype, quitte l'enveloppe qui lui était formée par l'ectothèque et nage librement.

La masse testiculaire forme une sorte de bourrelet épais autour du manubrium[2]. On dirait à ce moment qu'elle est complètement d'origine ectodermique : l'ectoderme et la lamelle intermédiaire du manubrium ne sont plus représentés que par une membrane très mince qui passe par-dessus la masse testiculaire : de plus, cette masse testiculaire est séparée nettement de l'endoderme de nouvelle formation par une membrane réfringente qui ressemble absolument à la lamelle intermédiaire : c'est la membrane sécrétée par cet endoderme reconstitué au-dessous du testicule. Cet endoderme non différencié reconstitué au-dessous de la masse testiculaire est en contact immédiat avec la cavité digestive de la méduse et accomplit les phénomènes nécessaires à la nutrition de cet individu.

§ 4. *Développement des spermatozoïdes.*

Nous venons de voir que les cellules mères primaires des spermatozoïdes proviennent, chez les espèces que nous avons étudiées, de cellules endodermiques du cœnosarc du polype différenciées ; nous savons encore que ces cellules mères primaires renferment plusieurs noyaux qui semblent devoir former autant de cellules mères secondaires. Ces cellules mères secondaires se sont divisées à leur tour de la même

[1] Pl. XXXVII, fig. 6 et 7.
[2] Pl. XXXVII, fig. 7.

façon plusieurs fois et nous sommes ainsi arrivé à une masse testiculaire d'un volume considérable. Cette masse testiculaire est formée à un certain moment par une réunion d'un nombre énorme de cellules mères qui possèdent plusieurs noyaux et qui sont destinées à donner naissance à plusieurs spermatozoïdes : chaque noyau formera la tête d'un spermatozoïde et la queue se formera aux dépens du protoplasma qui entoure ces noyaux : c'est à partir de ce moment que nous voudrions suivre cette cellule mère pour voir le développement des spermatozoïdes jusqu'à maturité complète. Les observations suivantes ont été faites chez la *Campanularia flexuosa*, la *C. angulata*, l'*Antennularia antennina* et la *Podocoryne carnea*.

En mettant sous le microscope un gonangium de la *Campanularia flexuosa*, ce gonangium renferme en général plusieurs gonophores à divers états de développement. Les uns, ceux du sommet, renferment des spermatozoïdes complètement mûrs ; les autres, des cellules mères plus ou moins développées. On peut sous le microscope dissocier au moyen d'aiguilles un de ces gonophores situés vers la partie moyenne du gonangium et qui renferment des cellules mères ; elles sont d'une taille relativement considérable, présentent des mouvements amiboïdes prononcés et sont animées d'un mouvement d'oscillation bien marqué qui fait qu'elles se choquent les unes contre les autres. Ce mouvement des cellules mères ne doit pas être confondu avec celui que peuvent leur communiquer les spermatozoïdes complètement mûrs qui se trouvent dans le voisinage ; souvent, en effet, les spermatozoïdes dans leurs mouvements rapides déplacent les cellules mères qui les environnent, soit par l'intermédiaire du liquide dans lequel ils sont plongés, soit au moyen de leur longue queue qui vient les frapper ; et parfois même, sans qu'il y ait dans le champ du microscope un seul spermatozoïde mûr, on voit les cellules mères s'agiter : si l'on observe avec attention, on découvre un fin filament qui est animé de mouvements d'ondulation rapides et déplace les cellules mères environnantes : c'est la queue d'un spermatozoïde dont la tête est en dehors du champ du microscope.

Ce mouvement, je le répète, n'est pas celui qui nous occupe ; nous voulons parler d'un mouvement propre aux cellules mères elles-mêmes. La meilleure façon de le constater est d'isoler sous le microscope, au moyen des aiguilles, un gonophore mâle situé à la partie moyenne d'un gonangium et dont les produits ne sont pas encore

mûrs et ensuite de le recouvrir d'un couvre-objet. La pression fait rompre la paroi du gonophore, si l'application des aiguilles n'a pas déjà produit ce résultat, et alors le contenu de ce gonophore est mis en liberté. On voit alors les cellules mères de formes plus ou moins irrégulières animées d'un mouvement d'oscillation qui lui est particulier.

Allman a constaté ce phénomène[1] : il dit qu'à un certain moment la masse spermatique est formée par la réunion d'une multitude de corps de forme irrégulière qui sont animés, lorsqu'ils sont en liberté, d'un mouvement d'oscillation bien marqué qui semble distinct d'un mouvement moléculaire, quoiqu'on ne puisse découvrir ni filament ni aucune autre source de ce mouvement. Dans des spermatozoïdes presque mûrs, il a observé le même mouvement sans pouvoir cependant découvrir encore aucun filament. M'occupant de la même question et en examinant ce mouvement des cellules mères chez plusieurs espèces, j'ai observé un fait qui permet de lui donner une explication et qui me paraît intéressant au point de vue du développement des spermatozoïdes chez ces animaux.

En observant à un très fort grossissement une capsule mâle de l'*Antennularia antennina*, qui par suite de la pression de la lamelle laissait échapper son contenu dans le liquide environnant, j'ai reconnu que les cellules mères étaient pourvues chacune d'un ou de plusieurs filaments courts qui faisaient des mouvements d'ondulation beaucoup plus lents que ceux du filament des spermatozoïdes bien mûrs. En observant plus attentivement, et en prenant les précautions que j'ai indiquées pour obtenir, isolées sur le porte-objet, des cellules mères toutes seules sans spermatozoïde mûr, je suis arrivé à voir que chaque cellule mère qui était animée d'un mouvement d'oscillation sur elle-même devait ce mouvement à un ou plusieurs filaments très fins qu'elle laissait échapper et qui lui appartenait complètement[2]. Ces filaments sont très fins et très difficiles à observer.

Lorsque les cellules mères sont peu nombreuses dans le champ du microscope et qu'elles ont entre elles un intervalle plus considérable, la queue du spermatozoïde en voie de développement, ne rencontrant plus l'obstacle des cellules mères voisines, s'agite vive-

[1] Allman, *op. cit.*, p. 65.
[2] Pl. XXX, fig. 4 et suiv.

ment et la cellule mère a alors un mouvement rapide et nage comme un infusoire muni d'un flagellum.

Lorsqu'on a affaire à des cellules mères très jeunes, on n'observe pas encore de filament qui s'en échappe. Ces cellules sont alors à leur grandeur maximum, comme il est facile de s'en convaincre quand on observe un gonangium renfermant des gonophores à divers états de maturité. Ces cellules, une fois qu'elles se sont échappées de l'intérieur du gonophore rompu par la pression du couvre-objet, présentent des mouvements amiboïdes très prononcés et que l'on rencontre également chez les cellules mères de presque tous les âges. Elles envoient dans une ou plusieurs directions des prolongements protoplasmiques qui s'allongent et se raccourcissent alternativement et finissent par disparaître pour faire place à d'autres. La cellule change ainsi continuellement de forme. A un état un peu plus avancé, lorsque les filaments qui sont le commencement de la queue des spermatozoïdes font un peu saillie, ils sont entourés chacun par un de ces prolongements protoplasmiques très effilés ; ils servent d'axe pour ainsi dire à ces prolongements et ne les dépassent que fort peu en longueur.

Ces phénomènes peuvent se constater chez l'*Antennularia antennina*, la *Campanularia flexuosa* et la *C. angulata* ; on les voit bien sur les figures que j'ai données : on voit d'abord une cellule mère très jeune avec ses prolongements protoplasmiques et ses mouvements amiboïdes, et des cellules un peu plus avancées dans lesquelles ces prolongements protoplasmiques très effilés recouvrent le commencement de la queue des spermatozoïdes [1].

A cet état très jeune on ne voit pas en général les noyaux des cellules mères, mais seulement un protoplasma finement granuleux ; mais en ajoutant un peu d'acide acétique, on voit promptement paraître plusieurs points très réfringents qui semblent être des noyaux. Ces noyaux ne changent pas de volume dans la suite, et semblent être en continuation directe avec les filaments qui font saillie hors de la cellule mère. Je pense qu'ils forment la tête du spermatozoïde et que la queue du spermatozoïde se développe aux dépens du protoplasma qui entoure ce noyau et qui, en effet, diminue à mesure que la queue du spermatozoïde s'allonge. Le noyau, au contraire, ne diminue pas pendant toute la durée du développement du spermato-

[1] Pl. XXX.

zoïde ; le filament caudal s'allonge beaucoup à mesure que le protoplasma qui entoure le noyau diminue. Dans un spermatozoïde complètement mûr, il ne reste plus que le noyau entouré d'une très petite masse de protoplasma et le filament caudal. Je pense donc que le noyau entouré d'une très petite masse de protoplasma forme la tête du spermatozoïde et que la queue provient du protoplasma du reste de la cellule. Le fait qui me paraît intéressant et sur lequel j'insiste est que, dans toute la durée du développement des spermatozoïdes, en prenant la cellule mère dès son début, le noyau n'a pas changé ; le protoplasma qui l'entourait a, au contraire, continuellement diminué à mesure que la queue du spermatozoïde s'allongeait, et dans le spermatozoïde bien mûr il ne reste plus que le noyau qui forme la tête et le filament caudal qui provient du protoplasma qui entourait ce noyau dans la cellule mère.

Les mouvements amiboïdes du protoplasma qui entoure le noyau se sont continués même jusqu'au moment où il n'en restait qu'une faible couche. Il change sans cesse de forme.

Dans les figures que je donne, je n'ai représenté qu'un seul filament et un seul noyau dans chaque cellule mère : il est, en effet, fort difficile d'en apercevoir plusieurs. La cellule mère renferme cependant plusieurs noyaux et chaque filament aboutit à un de ces noyaux : chaque cellule mère secondaire forme donc plusieurs spermatozoïdes ; la tête de chaque spermatozoïde provient d'un noyau et la queue provient du protoplasma qui entoure ce noyau.

RESUMÉ.

Nous avons étudié l'origine des éléments sexuels mâles d'une façon parallèle à celle de l'œuf : nous avons choisi trois espèces dont la première a sa génération sexuée, représentée par des gonophores qui restent toujours fixés au polype, la seconde par des demi-méduses, la troisième par des méduses libres. Dans ces trois espèces, les produits sexuels mâles naissent non pas dans les gonophores, les bourgeons médusoïdes ou les méduses, comme on le croit, mais dans les tissus de la colonie elle-même, dans le *cœnosarc* du polype, comme nous l'avons montré pour l'œuf.

Weismann [1] a décrit dernièrement le même phénomène pour le

1 WEISMANN, *Ann. sc. nat.*, t. XI, 1881.

genre *Plumularia*, mais il pense que tandis qu'il y a un grand nombre de genres cœnogones en ce qui touche les ovules, il n'y a que le genre *Plumularia* qui le soit pour les cellules spermatiques. Il nous est impossible de partager son opinion. Les cellules mères primaires des spermatozoïdes proviennent, comme les œufs, des cellules endodermiques du cœnosarc du polype différenciées ; la lamelle intermédiaire passe par-dessus ces cellules mères. Comme les œufs, ces cellules mères passent dans un diverticulum en cul-de-sac formé par les parois du corps du polype. Elle occupent l'endoderme de ce cul-de-sac, qui devient en se développant un gonophore destiné à être toujours fixé au polype (sporosac), une demi-méduse ou une méduse libre. Ainsi, dans les trois espèces que nous avons étudiées, l'origine des éléments sexuels mâles et leur développement présentent une analogie frappante avec ce que nous avons vu pour l'origine et le développement de l'œuf. Ce que nous avons décrit pour l'origine de l'œuf pourrait se répéter mot pour mot pour l'origine des éléments sexuels mâles.

Si l'on admet ces faits comme démontrés, dans les colonies mâles comme dans les colonies femelles, les gonophores, les demi-méduses et les méduses ne peuvent être considérés comme représentant les individus sexués ni la génération sexuée ; il semble par conséquent que la génération alternante ne peut être admise pour ces espèces.

J'ajoute que si au lieu de suivre les phénomènes dès leur début, comme nous l'avons fait, on observe des gonophores ou des méduses déjà assez développés, on peut facilement être trompé par les apparences et croire que l'origine des éléments sexuels est ectodermique; on prend, en effet, l'endoderme non différencié qui se reconstitue au-dessous de la masse testiculaire pour le vrai endoderme, et la membrane que cet endoderme de nouvelle formation sécrète au-dessous du testicule pour la lamelle intermédiaire. Comme de plus l'ectoderme et la lamelle intermédiaire diminuent de plus en plus à cause de la pression exercée par la masse testiculaire en se développant, on croirait que c'est cette masse testiculaire qui représente l'ectoderme.

Enfin nous avons vu que les cellules mères des spermatozoïdes se multiplient très rapidement par division : à un certain moment elles renferment plusieurs noyaux qui deviendront chacun la tête d'un spermatozoïde, tandis que la queue se forme aux dépens du protoplasma qui entoure ces noyaux.

CHAPITRE III.

DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF DE LA PODOCORYNE CARNEA.

Nous avons vu dans un des chapitres précédents comment a lieu l'origine de l'œuf de cette espèce ; les œufs ne naissent pas, comme on le croyait, dans l'intérieur de la méduse ; mais ils proviennent d'une cellule endodermique du cœnosarc du polype hydraire lui-même. Cette cellule se différencie et passe ensuite dans un diverticulum en cul-de-sac, qui devient une méduse en se développant ; cette méduse se détache à un certain moment du polype et nage librement en emportant les œufs qui occupent les parois du manubrium et arrivent là à maturité. Je veux maintenant présenter le résultat de mes observations sur le développement de ces œufs ; car, si l'on connaît bien le développement de l'œuf chez les espèces d'Hydraires qui ont des sporosacs qui restent toujours fixés à la colonie, on n'a, jusqu'à présent, qu'un assez petit nombre d'observations, relativement au développement de l'œuf chez les espèces qui ont des méduses libres, et il est très intéressant de connaître quel est le résultat du développement de l'œuf produit par la méduse et comment ce développement correspond à celui de l'œuf qui est produit par un sporosac sans l'intervention d'une méduse.

Voici, d'ailleurs, d'après Allman, un aperçu historique de l'état de la question : Dujardin a observé que la petite méduse à laquelle il avait donné le nom de *Cladonema* bourgeonnait sur un polype hydraire qu'il avait appelé *Stauridium*. Il observa des œufs produits par cette *Cladonema* et de jeunes Stauridies se développèrent de ces œufs[1].

Krohn[2], ayant placé dans un vase plein d'eau de mer des méduses de la même espèce, des Cladonema, observa au bout de quelque temps qu'elles avaient déposé leurs œufs et que ces œufs étaient attachés aux parois et au fond du vase. Il put suivre la segmentation de l'œuf, qui se changea bientôt en larve ciliée (planula). Krohn décrivit les différentes phases du développement de cet embryon, la disparition des cils, la fixation de l'embryon contre les parois du

[1] Dujardin, *Ann. sc. nat.*, 3e série, vol. IV, 1845.

[2] Muller's *Archiv*, 1853.

vase par une de ses extrémités qui s'aplatissait en une sorte de disque, tandis que l'autre extrémité formait une sorte de colonne qui s'élevait du centre de ce disque, enfin, la transformation de cet embryon en un polype hydraire semblable au Stauridium qui avait donné naissance aux *Cladonema*.

Gosse [1] a vu la méduse appelée *Turris neglecta* laisser échapper des planulas ciliées des parois de son manubrium ; ces larves ciliées se fixaient au bout d'un certain temps aux parois du vase et donnaient naissance à un polype hydraire ressemblant à une *Clava*. Wright [2] a suivi le développement de l'œuf de la même méduse.

Gegenbaur [3] a décrit le développement d'une méduse qu'il appelle *Lizzia Köllikeri*; il a vu la segmentation de l'œuf, la formation d'une planula ciliée qui, après avoir erré librement pendant quelque temps, a perdu ses cils, s'est fixée par une de ses extrémités, s'est entourée d'un polypier chitineux et a donné naissance à un polype hydraire. Le même auteur a observé également le développement de l'œuf d'une autre méduse, de l'*Oceania armata* ; il a vu la segmentation de l'œuf, la formation d'une planula ciliée, la fixation de cette planula, qui s'est développée en une sorte de stolon [4].

Wright a signalé la présence de nombreuses planula dans un vase dans lequel il avait placé des méduses appelées *Thaumantias inconspicua*; il pense que ces planula ont été produites par ces méduses ; il les a vues se fixer et développer à leur sommet un hydranthe ressemblant beaucoup à la *Campanularia raridentata* [5].

Wright a aussi observé des planulas ciliées qui s'échappaient d'une méduse appelée la *Zogodactyla vitrina*; il les a vues se fixer et se développer en un polype ressemblant beaucoup à la *Laomedea acuminata* [6].

Alexandre Agassiz a suivi le développement de l'œuf de deux méduses, le *Melicertum campanula* et le *Tima formosa*; il a vu dans ces deux cas la formation de la planula ciliée, sa fixation et son changement en un polype hydraire ressemblant à une *Campanularia* [7]. Enfin, Allman a suivi le développement de l'œuf d'une *Tyaropsis* en

[1] Gosse, *A naturalist's Rambles on the Devonshire coast*, 1853.
[2] *Edimb. New. Phil. Journal*, 1859.
[3] *Generationswechsel*, 1854, p. 23.
[4] *Ibid.*, p. 28.
[5] *Micr. Journal*, vol. II, new ser.
[6] *Mic. Journal*, vol. II.
[7] *Illustrated Catologue of the Museum of comp. Zool. of Harvard College.*

une planula ciliée, mais il n'a pas observé les autres phases du développement.

Arrivons maintenant à nos observations personnelles.

Il est fort difficile de pouvoir conserver vivantes ces méduses après qu'elles se sont détachées du polype sur lequel elles ont bourgeonné.

Je suis arrivé, cependant, avec beaucoup de précautions, à conserver l'été dernier les petites méduses qui bourgeonnent sur la *Podocoryne carnea* assez longtemps pour pouvoir obtenir la fécondation de l'œuf et suivre son développement.

J'avais dans des cuvettes de verre des colonies mâles et dans d'autres des colonies femelles et il m'était facile de recueillir les méduses mâles et femelles à mesure qu'elles se détachaient du polype. Je mettais alors dans une cuvette de verre quelques méduses femelles et une ou deux méduses mâles. Après avoir nagé pendant quelques heures, les méduses diminuent d'activité ; elles ne contractent plus leur ombrelle qu'à des intervalles de plus en plus éloignés et finissent par tomber au fond de la cuvette.

Elles retournent alors complètement leur ombrelle et les œufs et les spermatozoïdes contenus dans les parois du manubrium sont mis en liberté par la rupture de l'ectoderme du manubrium, devenu fort mince par suite de la pression exercée sur lui par les produits sexuels, à mesure qu'ils augmentent de volume en se développant. La fécondation a alors lieu. Je ne pense pas que dans les conditions normales il en soit ainsi ; je suppose qu'alors les méduses nagent librement plus longtemps, que les œufs sont fécondés dans l'intérieur de la méduse et qu'ils ne s'échappent même de cette méduse qu'à l'état de *planula*. Quoi qu'il en soit, après la fécondation la vésicule germinative disparaît[1] et l'œuf présente des mouvements amiboïdes très prononcés ; il se forme ensuite un globule polaire très réfringent[2]. Il se produit alors, à la surface de l'œuf et sur la ligne médiane, un sillon qui s'enfonce de plus en plus et sépare ainsi l'œuf en deux sphères plus petites accolées l'une à l'autre : l'œuf est fractionné en deux[3]. On voit ensuite un sillon perpendiculaire au premier, qui en s'enfonçant de plus en plus sépare en deux chacune des sphères précédentes ; l'œuf est ainsi segmenté en quatre. La segmentation

[1] Pl. XXXVIII, fig. 1.
[2] Pl. XXXVIII, fig. 2.
[3] Pl. XXXVIII, fig. 3.

continue, chacune des sphères nouvelles étant à son tour fractionnée en deux par un sillon médian[1]. Le nombre des sphères devient ainsi de plus en plus considérable et nous arrivons à avoir une masse cellulaire de forme ovale allongée[2].

Pendant tout le temps de la segmentation les mouvements amiboïdes sont très accentués et les différentes sphères peuvent même cheminer les unes sur les autres[3]. La division des cellules se continue très activement; en se multipliant, elles se disposent de façon à former deux couches, en même temps qu'il se creuse à l'intérieur une cavité. Nous avons maintenant une cavité centrale entourée par l'endoderme et l'ectoderme. C'est la phase de *Planula*. Les cellules de l'ectoderme sont beaucoup plus petites que celles de l'endoderme. Les cils vibratiles apparaissent à la surface de l'ectoderme et, il me semble, aussi à la surface de l'endoderme dans la cavité centrale. En même temps l'embryon s'allonge ; on trouve à ce moment les premiers nématocystes[4]. A l'aide de ses cils vibratiles, l'embryon nage, animé d'un mouvement de rotation autour de son grand axe.

Après avoir nagé pendant quelques heures, la Planula perd ses cils vibratiles, se fixe par son extrémité antérieure qui s'élargit et s'étale en forme de disque, tandis que la partie du corps restée libre est dirigée perpendiculairement à la surface de ce disque. D'abord circulaire et régulier, ce disque se découpe en plusieurs languettes qui s'allongent et forment l'hydrorhize destinée à fixer le polype aux corps étrangers; on voit sur l'hydrorhize un mince revêtement chitineux.

Quant à l'extrémité libre de l'embryon fixé, elle s'allonge encore, se termine en une sorte de cône qui se perfore à son sommet pour former la bouche, tandis qu'un peu plus bas, à la base de ce cône, on voit un cercle de petits tubercules qui s'allongent et deviennent les tentacules.

Nous avons maintenant un polype à peu près semblable à ceux sur lesquels nous avons vu bourgeonner les méduses qui nous ont fourni les œufs dont nous avons suivi le développement.

Je n'ai pu pousser plus loin mes observations à cause de la mort

[1] Fig. 4 et suiv.
[2] Fig. 6.
[3] Fig. 7 et 8.
[4] Fig. 13.

des polypes; mais nous pouvons conclure que, chez les Hydraires qui ont des méduses libres, l'œuf présente exactement le même développement que chez les espèces qui ont des sporosacs qui restent toujours fixés à la colonie.

CHAPITRE IV.

§ 1. *Organe en forme de vrille de la Campanularia angulata.*

Tous les auteurs qui ont étudié la *Campanularia angulata* ont été frappés de l'existence, à l'extrémité de la tige de certaines colonies, d'un organe appendiculaire spécial auquel Hincks a donné le nom d'*organe en forme de vrille* [1]. C'est qu'en effet cet organe, qui est parfois très développé et dépasse souvent la longueur de la colonie à laquelle il appartient, est d'abord droit, mais, lorsqu'il est arrivé à son complet développement, il se termine à son extrémité en une sorte de crosse recourbée.

M. Fraipont s'est aussi occupé de cet organe dont il a étudié l'histologie et a cherché à en déterminer la signification [2]. Ayant eu l'occasion d'étudier la *Campanularia angulata*, et continuant à être abondamment fourni pendant toute l'année de cette espèce, mon attention a été attirée sur cet organe, qui atteint un développement si considérable relativement à la taille de la colonie entière, et j'ai observé certains détails qui permettent peut-être d'expliquer le rôle et la fonction de cet organe.

Pour cette étude, j'ai eu recours principalement à deux procédés: j'ai observé le plus attentivement et le plus longtemps possible des colonies de cette espèce que je conservais dans des cuvettes, afin de les suivre dans leur développement et leur évolution; j'ai aussi repris l'histologie de cet organe en me conformant exactement aux procédés indiqués par les auteurs ou en introduisant certaines modifications qui me paraissent fournir de meilleurs résultats.

L'organe en forme de vrille se trouve à l'extrémité de la tige. A l'origine, il ressemble beaucoup à un bourgeon qui doit se dilater à son extrémité en un calyce et donner naissance à un individu nourricier. Mais il s'en distingue bientôt par son accroissement, qui est

[1] Hincks, *A History of the Brit. Zooph.*

[2] Fraipont, *op. cit.*

très rapide, puisqu'en deux ou trois jours il peut atteindre 1 centimètre de longueur, et parce que, s'il s'élargit quelquefois à son extrémité, il n'arrive pas cependant, dans les conditions ordinaires, à donner un calyce et un hydranthe à son extrémité.

Le périsarc de cet organe est pourvu d'étranglements très nets et très accusés vers sa base ; plus haut, ces étranglements du périsarc sont plus écartés les uns des autres et moins réguliers dans leur profondeur et leur écartement. Ils peuvent même manquer vers la partie médiane de cet organe. Enfin, à son extrémité supérieure, ils font en général défaut. Ce périsarc, qui est d'une épaisseur moyenne dans la plus grande longueur de l'organe, est extrêmement mince vers son extrémité. Cela tient à ce que dans ce point il est toujours plus jeune qu'ailleurs, puisque l'organe s'accroît par son extrémité et que ce périsarc n'a pas encore atteint son épaisseur ; avec l'âge, il se déposera de nouvelles couches chitineuses et le périsarc arrivera à son épaisseur définitive. Il en est d'ailleurs absolument de même dans tous les autres bourgeons chez les Hydraires ; le périsarc qui entoure l'extrémité est toujours fort mince, car, comme le bourgeon s'accroît par son extrémité, la mince enveloppe de chitine qui la protège vient toujours d'être sécrétée et n'atteindra jamais son développement que lorsque l'ectoderme aura sécrété plusieurs couches successives et que le bourgeon continuant à s'accroître aura déjà son extrémité loin de ce point; par conséquent, ce n'est jamais à l'extrémité de l'organe, mais assez loin en arrière, que le périsarc atteint sa plus grande épaisseur.

L'ectoderme est en contact avec le périsarc sur une assez grande longueur de l'organe et principalement à l'extrémité, et c'est ce qui explique le dépôt de nouvelles couches qui viennent augmenter l'épaisseur du périsarc. Souvent même dans toute la longueur de l'organe l'ectoderme est en contact avec le périrarc ; nous savons qu'au contraire dans les bourgeons ordinaires l'ectoderme est bien en contact avec le périsarc à l'extrémité, mais que bientôt ils ne sont plus reliés ensemble que par de minces filaments ou de minces expansions en forme de lames.

L'aspect général des tissus n'est pas le même que dans le reste de la colonie. En effet, au lieu de présenter une très grande transparence, il est opaque, ce qui est un obstacle à l'étude de cet organe. J'ai eu principalement recours à des dissociations pour l'étude de ses tissus, et voici la méthode qui m'a donné les résultats les plus satisfaisants :

il est d'abord important de prendre des colonies bien vivantes et bien vigoureuses; j'entends par là des animaux qui sortent depuis peu de temps de la mer; car on peut, grâce à la vitalité extrême de ces animaux et à la facilité avec laquelle ils bourgeonnent et reproduisent leurs tissus, avoir pendant fort longtemps des colonies vivantes dans des cuvettes; mais elles sont beaucoup moins propres à l'étude histologique que celles qui sortent depuis peu de la mer.

Je fixais les colonies par l'acide osmique très faible, au millième par exemple; puis je les mettais dans l'acide acétique très étendu; au bout de quelques heures, en agitant légèrement au moyen d'aiguilles ou même seulement en déposant la lamelle de verre pour recouvrir ces objets, j'obtenais les éléments dissociés avec une grande netteté.

Au lieu d'employer successivement l'acide osmique et l'acide acétique, j'ai obtenu de bons éléments en mélangeant les deux solutions et en y déposant pendant quelques heures les tissus que je voulais dissocier. On peut aussi supprimer l'acide osmique, qui a cependant l'avantage de conserver la forme des éléments et de leur donner une teinte qui permet de bien voir les détails; dans ce cas, il faut examiner immédiatement les éléments à leur sortie de la solution d'acide acétique, car au bout de très peu de temps les éléments se ratatinent. On peut colorer soit par le picrocarminate, soit par l'hématoxyline. Si l'on conserve les préparations dans la glycérine, elle doit être étendue d'eau.

On rencontre dans l'organe en forme de vrille les mêmes couches fondamentales que dans le reste de la colonie, mais avec quelques modifications qui méritent d'être notées.

L'ectoderme se compose de cellules assez grandes qui sont polyédriques lorsqu'on les regarde de face, et qui sont allongées et amincies à leur extrémité lorsqu'on les regarde de profil. Elles sont remplies d'un protoplasma granuleux, et l'on voit un noyau elliptique avec un nucléole. Ces cellules sont loin d'être semblables dans toute la longueur de l'organe en vrille. A son extrémité, elles présentent une grande longueur et c'est à cela qu'est dû l'élargissement particulier que l'on trouve au sommet de l'organe en vrille. Dans ce même point, elles sont très minces et appliquées les unes contre les autres ; elles ont l'aspect d'une palissade[1]. Un peu plus loin du som-

[1] Pl. XXIX, fig. 6.

met, leur longueur est un peu moins grande et leur épaisseur plus considérable.

Vers la partie moyenne de l'organe, ces cellules ont à peine la moitié de la longueur qu'elles avaient à l'extrémité, et en effet, à cette hauteur l'ectoderme a une épaisseur bien moins considérable. Elles se terminent en s'amincissant sensiblement. Enfin, vers la base de l'organe, leur longeur diminuant toujours, elles arrivent à être presque aussi larges que hautes. Elles sont arrondies à leurs deux extrémités. On rencontre dans l'ectoderme de l'organe en vrille des nématocystes très petits.

Schultze, dans le *Cordylophora lacustris*, et M. Fraipont, dans l'espèce que nous étudions ici, ont signalé que la surface libre des cellules ectodermiques semble s'épaissir et former un plateau.

J'ai eu l'occasion de faire la même observation : ce fait se présente surtout dans les cellules de l'extrémité de l'organe en vrille. Là la surface libre des cellules présente un épaississement cuticulaire et une sorte de plateau qui rappelle celui que l'on rencontre chez certaines cellules à cils vibratiles chez les vertébrés.

M. Fraipont signale dans l'épaisseur de l'ectoderme de l'extrémité libre de l'organe en vrille des éléments particuliers. Ces éléments sont fort intéressants et méritent de nous arrêter un instant. Ils sont relativement volumineux et très irréguliers dans leur forme : ils renferment de nombreux corpuscules très réfringents.

En mettant le microscope au point sur l'ectoderme de l'extrémité de l'organe en vrille, à un assez fort grossissement, on voit un grand nombre de ces éléments : comme le fait fort bien remarquer M. Fraipont, ils affectent souvent une forme de larme ou sont tout à fait irréguliers. On peut les apercevoir de profil dans l'ectoderme sur les bords de la préparation, et l'on voit bien alors les nombreuses granulations réfringentes qu'ils renferment[1].

Je crois que l'on n'a pas encore signalé les mouvements amiboïdes très prononcés, mais lents, que présentent ces corps. Ils changent continuellement de forme et semblent même se déplacer dans l'intérieur des tissus. J'ai dessiné cinq fois à la chambre claire et à des intervalles de temps très rapprochés un de ces éléments, et l'on peut voir sur la figure cinq formes bien différentes les unes des autres.

[1] Pl. XXXI, fig. 1 et 2.

C'est ce qui explique ces formes si irrégulières dont je parlais il y a un instant, et que l'on peut observer surtout à l'extrémité libre de l'organe en vrille. Souvent ces éléments passent d'une forme arrondie ou à peu près à la forme d'une larme en s'effilant à une de leurs extrémités. Lorsqu'on les traite par l'acide acétique même très étendu, ils deviennent excessivement transparents : un noyau fort petit avec son nucléole se détache nettement dans la préparation. Ce noyau est peu visible tant que la cellule est vivante ; cependant, avec un certain jeu de lumière, on voit apparaître un corps central ovoïde et plus gros que les granulations réfringentes, qui semble être le noyau. J'ai dissocié sous le microscope au moyen des aiguilles un organe en vrille, et j'ai de la sorte isolé un certain nombre de ces éléments. Les mouvements amiboïdes dont j'ai parlé continuaient alors qu'ils étaient complètement isolés ; ils changeaient même assez rapidement de place et au bout de quelques minutes ils étaient assez éloignés du point qu'ils occupaient auparavant.

Ces éléments particuliers occupent d'abord l'extrémité libre de l'organe en vrille ; mais bientôt leur nombre augmente considérablement et on les rencontre dans l'ectoderme de l'organe en vrille en entier; ils peuvent même envahir ainsi toute la colonie. J'ignore quels peuvent être le rôle et la nature de ces éléments particuliers.

Les cellules ectodermiques ont quelquefois à leur extrémité profonde des prolongements fibrillaires contractiles ; ils sont cependant assez rares, et cela se conçoit aisément, quand on songe que cet organe en vrille, renfermé dans une enveloppe chitineuse, ne présente que bien peu de mouvements de contraction. Dans une cellule ectodermique que j'ai figurée, on voit la partie profonde qui présente deux prolongements réfringents ; c'est une fibrille musculaire contractile.

La lamelle intermédiaire est mince et on la voit facilement de profil sur une coupe optique à un assez fort grossissement.

L'endoderme acquiert une assez grande épaisseur : les cellules sont allongées dans le sens de leur grand axe. Ces cellules s'amincissent légèrement à leur extrémité libre. Vues de face, elles sont polyédriques. Elles renferment un noyau avec un nucléole. On voit à leur intérieur un grand nombre de corpuscules très réfringents et assez volumineux qui jouent probablement un rôle important dans la nutrition de la colonie. Ce sont sans doute ces granulations très nombreu-

ses de l'endoderme qui donnent à l'organe en vrille cet aspect opaque que l'on ne rencontre pas dans les autres parties de la colonie. Nous verrons bientôt quelles conclusions on peut en tirer.

A l'intérieur de l'organe en vrille, il y a un mouvement très vif de granulations; nous pouvons déjà soupçonner la présence d'un fouet vibratile à la face interne des cellules endodermiques. C'est ce que montre une bonne dissociation.

Au bout d'un certain temps, les granulations réfringentes dont nou venons de parler et contenues dans l'intérieur des cellules endodermiques disparaissent et on voit à leur place des corpuscules brunâtres qui occupent la partie profonde des cellules de l'endoderme dans le voisinage du fouet vibratile. Ces corpuscules brunâtres sont analogues à ceux que l'on rencontre dans les cellules de l'endoderme chaque fois qu'il y a un travail de digestion de matières nutritives. On les rencontre en particulier dans l'endoderme des individus nourriciers et de leur voisinage, là précisément où le travail nutritif est le plus actif.

Les matières brunâtres qui sont la preuve d'un travail de digestion dans les parties où elles se rencontrent, vont nous aider à expliquer la fonction de cet organe en forme de vrille.

En effet, lorsqu'on conserve pendant un certain temps des colonies de cette espèce dans des cuvettes de verre, il arrive parfois que les tissus de l'organe en vrille se déchirent en un certain point par suite du grand allongement de cet organe; mais, par suite de leur très grande vitalité, les tissus se cicatrisent aussi bien à l'extrémité qui appartient à la colonie qu'à celle qui dépend de l'organe en vrille qui reste ainsi isolé. A son intérieur, nous remarquons un courant de granulations aussi vif que dans une colonie intacte; l'organe est donc bien vivant. Il faut qu'il se nourrisse: or il ne peut le faire au moyen de ses relations avec le monde extérieur, puisqu'il est clos de toutes parts et enfermé dans son enveloppe chitineuse. N'étant plus en rapport et en relation avec le reste de la colonie, il ne peut pas davantage en recevoir ses aliments comme dans le cas normal; il faut donc qu'il se nourrisse aux dépens de ses propres tissus. En effet, cet organe présentait d'abord un ectoderme et un endoderme épais et beaucoup moins transparent que le reste de la colonie; à la suite de la rupture de ses tissus et de son isolement, les tissus diminuent d'épaisseur, et en même temps ont commencé à apparaître ces corps brunâtres dans l'endoderme, peu nombreux d'abord, mais dont la

quantité augmente chaque jour[1]. Pendant que ces matières brunâtres augmentent d'importance, c'est-à-dire pendant que la digestion s'opère, les tissus continuent à diminuer et maigrissent pour ainsi dire. Quant à l'extrémité libre de l'organe en vrille, elle renferme peu ou point de ces matières brunâtres dans son endoderme, et ses tissus présentent tous les caractères de l'organe en vrille ordinaire ; c'est que, grandissant par son sommet, les tissus de l'extrémité sont toujours les plus jeunes en ce point et n'ont pas eu le temps de subir les modifications du reste de l'organe. A mesure que les matières brunâtres apparaissent dans les cellules endodermiques et que le travail de digestion s'accomplit, les corpuscules réfringents qui primitivement remplissaient la plus grande partie des cellules de l'endoderme disparaissent complètement.

Ainsi, lorsque l'organe en vrille est en communication avec le reste de la colonie qui le nourrit, puisque nous voyons un courant rapide de granulations à son intérieur qui lui arrivent par l'intermédiaire de la cavité générale, ses tissus sont épais, opaques et remplis de granulations réfringentes particulières. Lorsque, au contraire, par suite de sa séparation du reste de la colonie, il est obligé de se nourrir aux dépens de ses propres tissus, nous voyons ces tissus diminuer d'épaisseur et ces granulations réfringentes disparaître complètement.

Il me semble que ces corpuscules réfringents sont des matières nutritives propres à alimenter l'Hydraire, et je pense que l'organe en vrille tout entier n'est qu'un réservoir de matières nutritives pour toute la colonie.

Une autre observation qui tend à confirmer ces idées est la suivante : tant que la colonie fonctionne d'une manière normale et que nous rencontrons des hydranthes ou des individus nourriciers qui digèrent pour toute la colonie, l'organe en vrille conserve ses caractères propres et particuliers. Mais bientôt les individus nourriciers tombent; nous voyons alors se renouveler la série des phénomènes décrits plus haut au sujet d'un organe en vrille séparé du reste de la colonie, à savoir : amincissement et amaigrissement des tissus de l'organe en vrille ; apparition dans les cellules de l'endoderme de matières brunâtres primitivement localisées dans l'endoderme des individus nourriciers et dans leur voisinage ; enfin disparition des cor-

[1] Pl. XXIX, fig. 5.

puscules réfringents des cellules de l'endoderme. C'est qu'alors la colonie ne pouvant plus se nourrir par l'intermédiaire des individus exclusivement chargés de cette fonction qui ont disparu, elle consomme les matériaux déposés dans les tissus de l'organe en vrille. J'ai même vu souvent que lorsque cet organe nourrissant ainsi la colonie avait beaucoup diminué, il arrivait un moment où son extrémité se dilatait et développait un hydranthe enveloppé dans son calyce. Les matières nutritives en réserve étant épuisées, l'animal a besoin de recourir de nouveau au monde extérieur pour se nourrir, et il doit développer dans ce but un individu nourricier.

Je crois donc que l'on peut considérer l'organe en vrille comme un organe destiné à emmagasiner des matières nutritives qui doivent servir à un moment donné à toute la colonie. Il faut d'ailleurs considérer que la *Campanularia angulata* qui porte cet appendice, est une espèce qui reste bien développée pendant tout l'hiver, saison où les animaux qui servent de proie aux individus nourriciers sont rares et où par conséquent une réserve de matériaux nutritifs ne peut être que fort utile ; de plus, lorsque l'on conserve des colonies de cette espèce dans une cuvette sans renouveler l'eau, les animaux dont elle se nourrit deviennent de plus en plus rares ; les colonies sont alors obligées de vivre au jour le jour pour ainsi dire et ne peuvent plus emmagasiner des matériaux de réserve ; à mesure qu'elles trouvent des aliments, elles les dépensent : aussi les organes en vrille diminuent de plus en plus d'importance dans ces conditions, et dans les colonies nouvelles qui bourgeonnent, ils manquent souvent ; ou bien, quand on les rencontre, au bout de peu de temps ils développent un hydranthe à leur extrémité.

J'ai dit que lorsque l'organe en vrille ne pouvait plus servir de magasin de réserve pour les aliments de toute la colonie, cet organe pouvait développer à son extrémité libre un hydranthe ou un individu nourricier qui saisit les proies et les digère pour toute la colonie.

J'ai figuré deux organes en vrille qui portent à leur sommet, l'un un individu nourricier encore très jeune, l'autre un calyce bien développé qui renferme le reste d'un hydranthe. On voit dans l'endoderme de ce dernier les corpuscules brunâtres qui indiquent qu'un travail de digestion a eu lieu dans ces points. Les corps particuliers dont j'ai parlé plus haut et qui sont habituellement localisés à l'extrémité de l'organe en vrille et qui changent continuellement

de forme sont ici répandus abondamment dans toute l'étendue de l'ectoderme.

J'ai trouvé des organes en vrille qui à un certain point portaient un calyce qui avait été dépassé et traversé par les tissus qui au delà avaient repris la forme d'organe en vrille. Ce calyce indique qu'à un moment donné l'organe en vrille avait développé à son sommet un individu nourricier qui s'était flétri et qui dans la suite, l'organe en vrille reprenant le dessus, avait continué à se développer.

L'organe en vrille se rencontre-t-il exclusivement dans la *Campanularia angulata* ? Je ne le pense pas; j'ai trouvé dans une colonie de *Campanularia flexuosa* un stolon qui, d'abord à l'état d'hydrorhize, se redresse une fois arrivé au bord de la feuille de fucus qui porte la colonie. Cette partie, examinée à un fort grossissement, présente absolument la même apparence que l'organe en vrille de la *Campanularia angulata*. Les tissus sont plus épais et plus opaques; l'ectoderme acquiert une grande épaisseur, principalement à l'extrémité de l'organe, qui a également une tendance à se recourber en forme de crosse. Enfin, cet ectoderme renferme ces corps particuliers remplis de corpuscules réfringents qui changent continuellement de forme comme je l'ai dit plus haut. Ces corps particuliers peuvent être isolés par la rupture du périsarc au moyen des aiguilles sous le microscope, et continuent à changer de forme à chaque instant. J'ai aussi trouvé quelque chose d'analogue dans une espèce de *Perigonimus*. Il ne me semble donc pas qu'on puisse regarder cet organe comme particulier à la *C. angulata*, puisqu'on le rencontre avec tous ses caractères chez d'autres espèces. C'est un stolon qui a un rôle dans la reproduction et la nutrition de la colonie et qui apparaît principalement à certains moments.

§ 2. *Organes de fixation de l'hydranthe à l'intérieur du calyce.*

Nous savons que chez les espèces qui appartiennent au sous-ordre des Campanulaires, c'est-à-dire dans les espèces dont les ramifications de la colonie sont recouvertes d'un périsarc chitineux qui s'élargit en calyce autour de chaque polype, ce polype peut rétracter presque toujours complètement sa trompe et ses tentacules dans l'intérieur de ce calyce. Ce phénomène est bien facile à constater quand on observe des Campanulaires épanouies et que l'on vient à agiter le vase qui les renferme; on voit alors chaque polype se rétracter plus

ou moins rapidement et rentrer dans l'intérieur du calyce. Ce mouvement de rétraction est dû à la contraction des fibrilles musculaires de l'ectoderme ; mais il faut, pour que le polype rentre son extrémité libre dans l'intérieur du calyce, que l'autre extrémité soit fixée et trouve un point d'appui. Ce point d'appui lui est fourni par le fond du calyce, qui, comme une sorte de plancher, présente une vaste surface sur laquelle les tissus vivants du polype viennent s'insérer. Ce fond du calyce présente seulement un orifice rétréci par lequel la cavité digestive de chaque individu nourricier est mise en communication avec la cavité générale de la colonie. Mais il y a au fond du calyce de véritables organes de fixation dont on n'a pas parlé et que je veux signaler ici. Ce sont de petits prolongements du périsarc, de petits crochets saillants situés en cercle tout autour du fond du calyce. Leur nombre varie beaucoup et semble être en rapport avec l'importance des mouvements de rétraction opérés par l'individu nourricier [1].

Plus ces mouvements de rétraction sont rapides et puissants, plus on rencontre sur le fond du calyce de ces petits appendices chitineux qui sont dus, comme le reste du périsarc, à une secrétion de l'ectoderme. Dans le calyce de l'*Obelia geniculata* on rencontre de trente à quarante de ces petits crochets sur le fond de chaque calyce ; ils sont rangés en cercle et placés obliquement, de façon à ce que leurs extrémités libres convergent vers le centre du calyce ; la base de chacun de ces petits appendices s'étale sur le fond du calyce et leur extrémité libre présente de petits tubercules destinés sans doute à augmenter la surface d'insertion sur laquelle les individus nourriciers viennent se fixer. Quand on observe un calyce vide, ces détails sont très faciles à vérifier ; si l'on observe un calyce qui renferme un individu nourricier, on voit, en mettant très exactement au point du microscope, que ce cercle formé par ses petits organes de fixation sur le fond du calyce correspond au cercle formé par l'insertion de la base du polype sur la même surface. Ces petits appendices, vus de profil à la base de l'individu nourricier, sont renfermés dans l'ectoderme et arrivent presque en contact avec la lamelle intermédiaire [2]. Quand les fibrilles contractiles se raccourcissent, le cercle de ces petits crochets forme un point d'appui fixe au fond du

[1] Pl. XXXV, fig. 8 et 9.
[2] Pl. XXXV, fig. 9.

calyce, et l'individu nourricier se rétracte dans l'intérieur de ce calyce.

Chez la *Campanularia flexuosa* ces organes de fixation sont un peu moins nombreux; mais ils sont plus puissants, ce sont autant de dents irrégulières dont les extrémités libres convergent vers le centre du calyce; elles portent de petits tubercules ou de petits crochets irréguliers qui servent à augmenter la surface de fixation. On ne voit ces organes que quand les calyces sont vides.

Chez la *Plumularia echinulata* on trouve sur le fond du calyce une quinzaine de ces organes; mais ils sont beaucoup moins proéminents, ce sont de simples épaississements du périsarc sur lesquels viennent s'insérer les tissus vivants de l'individu nourricier.

Chez la *Clytia Johnstoni* et l'*Halecium halecinum*, j'ai observé des organes de fixation à peu près semblables à ceux de l'espèce précédente. Ces appendices manquent complètement dans les capsules qui renferment les bourgeons reproducteurs; c'est qu'en effet, ici, il n'y a pas de mouvements de rétraction comme dans les individus nourriciers.

§ 3. *Chute et renaissance des hydranthes.*

Lorsque l'on conserve des colonies d'Hydraires dans des cuvettes, malgré toutes les précautions que l'on peut prendre pour aérer et renouveler l'eau, il se produit rapidement un phénomène qui consiste dans la chute des hydranthes, ou des individus nourriciers, qui se séparent spontanément du reste de la colonie. Ainsi, en mettant dans des cuvettes des colonies de *Clava squamata* fixées sur des fucus, au bout de quelques jours on trouve les individus nourriciers tombés au fond du vase et continuant à vivre parfaitement. Les tissus semblaient s'être complètement cicatrisés au point où la rupture avait eu lieu. Ces individus vivent ainsi assez longtemps au fond des cuvettes. Lorsqu'ils portent des bourgeons reproducteurs, ils continuent à se développer et les éléments sexuels arrivent là à maturité.

J'ai fait des observations analogues sur l'*Hydractinia echinata* et la *Podocoryne carnea*.

En même temps que l'individu séparé reconstitue ses tissus, il en est de même du côté de la colonie. Au point où l'individu nourricier s'est détaché, on voit bientôt un jeune bourgeon qui se développe et donnera un individu semblable à celui qui est tombé.

Lorsque les colonies sont recouvertes d'un périsarc, les choses se compliquent un peu et donnent lieu parfois à d'assez curieux phénomènes. Ainsi, dans une colonie de *Campanularia flexuosa* que l'on conserve dans des cuvettes, les hydranthes ne tardent pas à tomber en entraînant avec eux le calyce qui les protège ; les rameaux secondaires se sont ainsi rompus un peu au-dessous du calyce, et l'on ne trouve parfois plus un seul de ces organes sur toute une tige de Campanulaire. Les individus nourriciers ainsi séparés continuent à vivre plus ou moins longtemps ; en général, cependant, dans les espèces ainsi recouvertes d'un périsarc, les individus nourriciers tombés se détruisent rapidement ; le cœnosarc de la colonie reste, au contraire, bien vivant et reconstitue par des bourgeons les individus nourriciers qui se sont détachés. On voit ainsi les rameaux secondaires donner un nouveau bourgeon au point où ils se sont rompus et une couche très mince de nouveau périsarc sécrétée par le nouveau bourgeon vient continuer l'ancien périsarc beaucoup plus épais, au point où le calyce s'est séparé du reste du rameau.

Je n'ai jamais observé le même phénomène pour les capsules renfermant les bourgeons reproducteurs. Les gonangiums et leurs éléments sexuels arrivent à maturité même lorsque les individus nourriciers et le reste du cœnosarc se détruisent.

J'ai dit que dans les espèces qui ont un calyce, lorsque l'individu nourricier se détachait, il entraînait le calyce. Quelquefois cependant le calyce reste attaché à la colonie et devient vide par la chute ou la destruction de l'individu nourricier qu'il renfermait. Il se passe alors, au moment où le cœnosarc de la colonie va se reconstituer par un nouveau bourgeon, d'assez curieux phénomènes. Quelquefois, par exemple, on a deux calyces emboîtés l'un dans l'autre. Voici l'explication de ce fait : le cœnosarc, en se reconstituant, a commencé par remplir le périsarc devenu vide par la chute de l'hydranthe. Arrivé dans le calyce de cet hydranthe, qui est tombé, il l'a dépassé ; son extrémité qui s'élargit pour former le nouvel individu nourricier a sécrété un calyce à son tour, et ce nouveau calyce se trouve emboîté par son extrémité inférieure dans celui de l'ancien hydranthe. Dans d'autres circonstances, le nouveau bourgeon, au lieu de remplir l'ancien périsarc et l'ancien calyce, se forme sur les côtés du rameau, qui est ainsi terminé par une bifurcation formée par ces deux calyces, l'ancien et le nouveau. J'ai trouvé une fois un calyce vide à l'intérieur d'un gonangium femelle ; c'est un rameau qui, primitivement, était

terminé par un hydranthe; cet hydranthe est mort, le calyce est devenu vide, mais ne s'est pas séparé de la colonie; le cœnosarc a donné un nouveau bourgeon qui, au lieu de former un individu nourricier, a donné un blastostyle sur lequel se sont formés des gonophores; le gonangium a sécrété une enveloppe chitineuse (capsule) dans laquelle le calyce vide se trouve ainsi renfermé.

CHAPITRE V.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Nous avons suivi l'origine et le développement de l'œuf chez plusieurs espèces différentes ; les unes ont des sporosacs qui restent toujours fixés à la colonie sur laquelle ils ont bourgeonné ; les autres ont des demi-méduses, c'est-à-dire des gonophores présentant bien les caractères de la méduse (ombrelle, canaux rayonnants, etc.), mais restant encore toujours fixés à la colonie ; les autres, enfin, des méduses complètes et qui nagent librement, après s'être séparées du polype sur lequel elles ont bourgeonné. Dans toutes ces espèces, nous sommes arrivé à des résultats absolument constants : d'abord l'œuf provient d'une cellule de l'endoderme du cœnosarc du polype différenciée, et l'on trouve, dans l'endoderme de la colonie elle-même, des œufs en voie de développement avant l'apparition de tout gonophore ou de toute méduse, c'est-à-dire de tout bourgeon reproducteur. Entre une cellule endodermique ordinaire du cœnosarc du polype et un œuf bien développé, on trouve tous les états intermédiaires. Ces cellules endodermiques différenciées passent dans un bourgeon qui n'est d'abord qu'un diverticulum en cul-de-sac formé par l'endoderme et l'ectoderme du corps du polype; elles y sont entraînées par la croissance des tissus et par un mouvement de locomotion propre; car ces cellules différenciées, qui d'abord étaient écartées et éloignées les unes des autres dans l'endoderme de la colonie, finissent par être réunies et groupées les unes à côté des autres. Elles occupent l'endoderme du diverticulum et sont directement en contact avec la cavité gastro-vasculaire. Ce diverticulum en cul-de-sac grandit et devient finalement un sporosac, une demi-méduse ou une méduse libre.

Ainsi, dans ces espèces, qui ont leur génération sexuée représentée

par des sporosacs, des demi-méduses et des méduses libres, les œufs naissent dans l'intérieur du polype lui-même et non dans ces gonophores et dans ces méduses, comme on le croit. Nous savons même, par des expériences que nous avons faites, que c'est la présence en certains points de la colonie d'un certain nombre d'ovules ou de cellules endodermiques différenciées qui détermine en ces mêmes points la formation des gonophores et des méduses, et que, loin d'être antérieurs aux œufs et aux spermatozoïdes, les gonophores et les méduses leur sont postérieurs.

Ce fait que les œufs naissent non pas dans les gonophores et les méduses, mais dans l'endoderme de la colonie elle-même, est important, car enfin on considère jusqu'ici les gonophores et les méduses comme les individus sexués, par opposition aux polypes eux-mêmes, que l'on regarde comme les individus asexués et qui ne seraient capables de se reproduire que par bourgeonnement. Ce sont là les deux termes des générations alternantes.

Il me semble que si les œufs naissent, contrairement à ce que l'on croit, dans l'intérieur du polype lui-même, il est impossible de regarder ce polype comme un individu asexué, puisque c'est aux dépens de son endoderme que se développent les œufs. D'un autre côté, si les œufs ne naissent pas dans l'intérieur des gonophores ou de la méduse et aux dépens de ces tissus, mais y arrivent tout différenciés, il n'est plus possible, il me semble, de regarder ce gonophore ou cette méduse comme l'individu sexué et comme représentant la génération sexuée. On pouvait considérer ces gonophores et ces méduses comme les individus sexués tant que l'on a cru que les éléments sexuels se développaient dans ces bourgeons et aux dépens de leurs tissus. Si l'on admet, comme je crois l'avoir montré, que ces éléments sexuels naissent dans le polype lui-même et arrivent ensuite tout formés dans le gonophore et la méduse, ces individus ne peuvent plus être considérés comme des individus sexués et comme représentant la génération sexuée. Ces faits, qui sont intéressants lorsqu'il s'agit d'un individu considéré comme sexué, mais qui reste toujours fixé à la colonie sur laquelle il a bourgeonné, le sont bien davantage lorsqu'il s'agit d'une méduse libre, c'est-à-dire d'un individu que l'on considère comme représentant la génération sexuée par excellence, par opposition à la génération asexuée, au polype lui-même. Tout le monde croit que dans une colonie la méduse est seule capable de produire les éléments sexuels, qui naîtraient dans son intérieur aux

dépens de ses tissus. Nous avons vu cependant que, pour les espèces qui ont des méduses libres absolument comme pour celles qui ont des gonophores toujours fixés à la colonie, les œufs naissent dans l'endoderme de cette colonie et passent ensuite dans un diverticulum en cul-de-sac qui devient soit un sporosac, soit une méduse.

La méduse qui nage librement n'est donc, pas plus que le sporosac qui reste toujours fixé, un individu sexué, puisque les œufs naissent dans la colonie elle-même.

Les faits que nous avons observés nous montrent encore qu'entre un sporosac qui reste toujours fixé et une méduse libre, il n'y a que des degrés dans la différenciation ; ce sont des individus morphologiquement semblables. Dans le cas le plus simple (sporosac), le bourgeon, restant toujours fixé, est réduit aux parties essentielles, pour que les éléments sexuels puissent se développer et arriver à maturité. Dans le cas de la méduse, c'est un individu destiné à devenir libre ; il y a, en outre, des organes de locomotion, de digestion et de nutrition, puisqu'elle est séparée du reste de la colonie et ne reçoit plus rien d'elle ; il lui faut, en outre, des organes des sens. Entre ces deux points, nous avons un intermédiaire fort intéressant dans la demi-méduse de la *Gonothyræa Loveni*, qui est une méduse bien développée, présentant presque toutes les parties de la méduse libre, mais qui reste encore toujours fixée à la colonie ; aussi, chez cette espèce, les organes des sens font-ils défaut. C'est un passage entre le sporosac toujours fixé et la méduse libre, entre lesquels, je le répète, il n'y a que des degrés dans la différenciation. Les fonctions sont absolument les mêmes, et la méduse, pas plus que le sporosac, ne donne naissance aux éléments sexuels.

Si les œufs naissent dans le polype lui-même et non dans les bourgeons considérés comme sexués, que sont alors les sporosacs et les méduses ? Ce sont des individus plus spécialement affectés à la reproduction, qui reçoivent les éléments sexuels et assurent leur développement, mais qui ne leur donnent pas naissance. Les éléments sexuels naissent dans la colonie elle-même, et il est impossible, par conséquent, de regarder les gonophores et les méduses comme les individus exclusivement sexués et représentant la génération sexuée, par opposition au polype, qui, lui, représenterait la génération asexuée, puisque c'est le polype, en réalité, qui donne naissance aux éléments sexuels. On ne peut donc pas admettre, pour les espèces que j'ai étudiées, les deux termes des générations alternantes tels qu'on les ad-

met. Cette alternance et le retour des mêmes phénomènes de deux en deux générations (une génération sexuée ayant suivi une génération asexuée, à laquelle succède une génération sexuée, et ainsi de suite) sont des apparences. Ces faits rentrent, au contraire, dans les lois ordinaires de la reproduction.

Pour l'origine des éléments sexuels mâles, nous pourrions répéter mot pour mot ce que nous avons dit pour l'origine de l'œuf. Les cellules mères primaires naissent non pas dans les gonophores et les méduses, comme on le croit, mais dans l'intérieur du polype lui-même ; elles proviennent d'une cellule endodermique différenciée du cœnosarc du polype lui-même. Elles sont entraînées dans un bourgeon qui n'est d'abord qu'un cul-de-sac formé par les parois du corps du polype ; ce cul-de-sac deviendra, en se développant, soit un sporosac toujours fixé, soit une demi-méduse, soit une méduse libre.

Ainsi nous sommes bien loin de cette complication et de cette confusion extrêmes que nous avons déjà signalées dans la partie historique de ce travail ; car les différents auteurs admettaient, les uns que les œufs et les spermatozoïdes naissent de l'endoderme, d'autres que les œufs et les spermatozoïdes naissent de l'ectoderme, d'autres que les œufs dérivent de l'endoderme et les spermatozoïdes de l'ectoderme ; d'autres enfin font venir les œufs de l'ectoderme et les spermatozoïdes de l'endoderme ; de plus, les mêmes auteurs admettent que, dans des espèces très voisines, les œufs ou les spermatozoïdes proviennent tantôt de l'endoderme, tantôt de l'ectoderme. Nous arrivons, au contraire, pour les espèces que nous avons étudiées, à des résultats absolument constants et uniformes.

Dans toutes les espèces que nous avons observées, les œufs et les cellules mères primaires des spermatozoïdes proviennent de l'endoderme ; ces œufs et ces cellules mères naissent non pas dans les bourgeons considérés comme sexués, c'est-à-dire dans les gonophores et les méduses, mais dans le cœnosarc du polype hydraire lui-même ; ces œufs et ces cellules mères proviennent d'une cellule endodermique du cœnosarc du polype différenciée. Ils passent dans un diverticulum formé par les parois du corps du polype ; ce diverticulum devient, en se développant, un sporosac toujours fixé, une demi-méduse ou une méduse libre. Ainsi, nous trouvons une très grande uniformité chez ces différentes espèces, soit pour l'origine et le développement de l'œuf, soit pour l'origine et le développement des spermatozoïdes. Pour le développement des élé-

ments sexuels mâles et femelles, les choses se passent absolument de la même façon.

J'ai dit plus haut comment je crois pouvoir expliquer l'origine ectodermique des éléments sexuels soutenue par certains auteurs. Si l'on n'a pas suivi, en effet, ces phénomènes dès leur début, on peut croire, en observant un gonophore ou une méduse, que les éléments sexuels représentent l'ectoderme de ce bourgeon reproducteur, à cause de l'endoderme qui se reconstitue au-dessous des œufs et des spermatozoïdes et à cause de la membrane sécrétée par cette couche endodermique de nouvelle formation, que l'on peut prendre pour la lamelle intermédiaire et qui passe au-dessous des éléments sexuels. En même temps, la lamelle intermédiaire véritable et l'ectoderme sont réduits, à cause de la pression exercée par les œufs ou les spermatozoïdes en se développant, à une simple couche fort mince qui passe par-dessus ces éléments sexuels.

J'insiste tout particulièrement sur la ressemblance absolue que nous avons trouvée, chez les espèces que nous avons étudiées, pour l'origine et le développement des éléments sexuels mâles et femelles.

Nous savons que Weismann admet que chez les Hydraires il y a des espèces blastogones, c'est-à-dire celles dans lesquelles les cellules sexuelles naissent dans les bourgeons ou les individus sexués (gonophores, méduses), et des espèces cœnogones, c'est-à-dire celles chez lesquelles les cellules sexuelles naissent dans le cœnosarc du polype lui-même, dans le parenchyme de la colonie. Le premier de ces modes de formation des cellules sexuelles était le seul connu depuis longtemps. Pour Weismann, il existe un assez grand nombre d'espèces cœnogones en ce qui touche les ovules ; mais beaucoup d'espèces sont blastogones, et en particulier toutes celles qui ont des méduses libres. Je ne puis admettre cette opinion et j'affirme que toutes les espèces que j'ai observées, qu'elles aient des sporosacs toujours fixés, des demi-méduses ou des méduses libres, sont cœnogones et que les ovules naissent dans le cœnosarc de la colonie. J'ai observé la même chose pour l'origine des éléments sexuels mâles, et toutes les espèces que j'ai observées, qu'elles aient des sporosacs, des demi-méduses ou des méduses libres, sont aussi cœnogones. Cependant M. Weismann pense qu'il n'y a que le genre *Plumularia* qui soit cœnogone en ce qui touche les cellules sexuelles mâles. Je n'ai pas la prétention de conclure qu'il n'y a pas d'Hydraires blastogones ; ce que je soutiens,

c'est que toutes les espèces que j'ai observées sont cœnogones, même celles qui ont des méduses libres.

Nous avons étudié le développement des spermatozoïdes, nous pensons que la tête est formée par le noyau de la cellule mère, et la queue par le protoplasma qui entoure ce noyau.

Enfin, nous avons suivi le développement de l'œuf fourni par la méduse de la *Podocoryne carnea* et fermé le cycle complet du développement de cette espèce. Nous pouvons conclure que, dans les espèces qui ont des méduses libres, le développement de l'œuf est absolument semblable à celui des espèces qui ont des gonophores toujours fixés à la colonie.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE XXIX.

Fig. 1. Hart. $\frac{2}{7}$. Extrémité libre de l'organe en forme de vrille de la *Campanularia angulata*. L'objectif est mis au point sur l'ectoderme pour montrer les corps particuliers *c*, *p*, très nombreux, qu'il renferme dans son épaisseur; *n*, petits nématocystes très nombreux.

2. Hart. $\frac{2}{7}$. Coupe optique de l'organe en forme de vrille de la *Campanularia angulata* pour montrer la constitution des tissus vers l'extrémité de l'organe. *p*, périsarc; *ect*, ectoderme, renfermant de nombreux corps particuliers *c*, *p* ; *l. i*, lamelle intermédiaire; *end*, endoderme; *c. c*, cavité centrale ou gastro-vasculaire.

3. Pour montrer un organe en forme de vrille qui s'élargit à son extrémité et est en voie de développer un individu nourricier.

4. L'organe en forme de vrille porte un individu nourricier à son extrémité libre ; cet individu nourricier est actuellement flétri, mais il reste le calyce dans lequel il était renfermé. *b*, individu nourricier actuellement flétri, dans lequel on voit les cellules endodermiques remplies de corpuscules brunâtres provenant des produits de la digestion ; *c*, calyce.

5. Hart. $\frac{2}{2}$. Extrémité d'un organe en vrille dont les tissus ont été rompus au point *b* et se sont ensuite cicatrisés et qui se trouvent maintenant isolés du reste de la colonie ; *g*, corps brunâtre renfermé dans les cellules de l'endoderme.

6. Hart. $\frac{2}{7}$. Cellules endodermiques du sommet de l'organe.

7. Hart. $\frac{4}{7}$. Les mêmes plus fortement grossies. *n*, noyau; *a*, extrémité libre en contact avec le périsarc et qui semble épaissie et former un plateau

(on ne voit pas ce plateau sur la figure); *b*, extrémité profonde en contact avec la lamelle intermédiaire.

Fig. 8. Une des cellules de l'ectoderme du sommet de l'organe isolée.

9. Cellule de l'ectoderme de la partie moyenne de l'organe. Hart. $\frac{4}{7}$.

10. Une cellule ectodermique de la base de l'organe.

11. Cellule endodermique du sommet de l'organe en vrille pour montrer l'épaississement de la surface libre *a* de la cellule, de façon à constituer une sorte de plateau. *f*, prolongements fibrillaires contractiles. Hart. $\frac{4}{7}$.

12. Corps particulers renfermés dans l'intérieur de l'ectoderme de l'organe en vrille et changeant continuellement de forme. *c*, *r*, corpuscules réfringents contenus dans l'intérieur de ces corps. Hart. $\frac{4}{7}$.

13. Le même corps après l'action de l'acide acétique très étendu.

14. Hart. $\frac{4}{7}$. Cellules de l'endoderme de l'organe en vrille à son extrémité isolées par l'acide acétique très étendu. *a*, extrémité en contact avec la lamelle intermédiaire ; *b*, extrémité profonde en contact avec la cavité générale ; le flagellum vibratile n'a pas été représenté ; *c*, *r*, corps réfringents très nombreux qui semblent avoir un rôle important dans la nutrition de la colonie.

15. Cellules de l'endoderme de l'organe en vrille isolées par l'acide acétique très étendu pour montrer le flagellum vibratile *f* à leur extrémité libre *b*. On voit dans l'intérieur de la cellule vers sa partie profonde *b* des corps brunâtres qui proviennent de particules alimentaires digérées.

PLANCHE XXX.

Fig. 1. Un gonangium mâle de la *Campanularia flexuosa* pour montrer les différents gonophores *g* 1, *g* 2, etc., etc., et les divers états de maturité des éléments sexuels. Dans les gonophores inférieurs on voit encore nettement les cellules mères ; dans ceux qui sont situés au sommet du gonangium, les spermatozoïdes sont complètement mûrs ; *p*, pédicule du gonangium; *ect*, ectoderme; *l*, *i*, lamelle intermédiaire; *end*, endoderme; *c*, *c*, cavité gastro-vasculaire ; *c*, capsule ; *a*, ectoderme du sommet du gonangium étalé en forme de tête de marteau.

2. Cellules mères des spermatozoïdes de la même espèce, isolées par suite de la compression exercée sur un gonophore qui n'est pas encore mûr ; ces cellules mères envoient des prolongements protoplasmiques et sont animées de mouvements amiboïdes continuels.

3. Les prolongements protoplasmiques se réduisent bientôt à un seul principal, effilé, qui semble être l'origine de la queue du spermatozoïde.

4. Cellule mère à un état un peu plus avancé On commence à voir la queue *q* et aussi un noyau distinct dans l'intérieur de la cellule mère *n*.

5. Etat intermédiaire entre une cellule mère de forme plus ou moins irrégulière et un spermatozoïde bien mûr

6. Cellules mères des spermatozoïdes de la *Campanularia angulata* pour montrer le commencement de la queue du spermatozoïde. Hart. $\frac{4}{7}$.

7. Les mêmes à un plus fort grossissement; *n*, noyau destiné à former la tête

du spermatozoïde ; *q*, queue du spermatozoïde et provenant du protoplasma qui entoure le noyau.

Fig. 8. Les mêmes pour montrer les mouvements amiboïdes du protoplasma.

PLANCHE XXXI.

Fig. 1. Suite du développement des spermatozoïdes de la *Campanularia angulata*; *q*, filament caudal ; *n*, noyau.

2. Spermatozoïdes de la même espèce complètement mûrs. Hart. $\frac{6}{7}$.

3. Cellules mères des spermatozoïdes de l'*Antennularia antennina* présentant des mouvements amiboïdes; on ne voit pas encore de filament caudal.

4. Hart. $\frac{2}{9 \text{ imm.}}$. Cellules mères plus mûres et à un très fort grossissement; *q*, filament caudal qui commence à paraître ; *n*, noyau.

5. Spermatozoïdes de la même espèce presque mûrs.

6. La tige centrale et un rameau de la variété de la *Plumularia echinulata*. *t*, *c*, un des articles de la tige centrale ; *r*, rameau fixé sur cette tige ; *n*, nématophore ; *a*, article intermédiaire. Hart. $\frac{2}{2}$.

7. Une colonie de la variété de la *Plumularia echinulata* de grandeur naturelle.

8. Une capsule *c*, fixée sur la tige centrale *t*, *c*.

9. Une capsule de la même espèce fixée sur l'hydrorhize.

PLANCHE XXXII.

Fig. 1. Hart. $\frac{2}{5}$. Un des articles de la tige centrale de la *Plumularia echinulata* pour montrer l'origine de l'œuf. *p*, périsarc ; *ect*, ectoderme ; *l*, *i*, lamelle intermédiaire ; *end*, endoderme ; *c*, *c*, cavité gastro-vasculaire. On voit dans l'endoderme un certain nombre d'œufs à divers états de développement.

2. Hart. $\frac{2}{5}$. Pour montrer le périsarc qui commence à être perforé au point où doit se développer un gonangium, *perf*. A ce même point commence à faire saillie une sorte de tubercule *tub* formé par l'ectoderme et qui sécrète un liquide qui dissout le périsarc ; *ect*, ectoderme ; *end*, endoderme.

3. Hart. $\frac{2}{7}$. Un article de la tige centrale de la même espèce pour montrer le périsarc qui est à peu près perforé au point où le gonangium doit se développer.

4. Un article de la tige centrale de la même espèce pour montrer un très jeune gonangium qui commence à paraître, *g*. Les tissus font saillie à travers la fente du périsarc qui est complètement perforé ; *o*, œufs dans l'endoderme qui passent dans le gonangium ; *n*, *p*, nouvelle enveloppe chitineuse qui recouvre le jeune gonangium; *a*, partie claire au sommet du jeune gonangium qui semble constitué par le restant du liquide destiné à ramollir et à dissoudre le périsarc. Hart. $\frac{2}{5}$.

5. Un gonangium fixé sur l'hydrorhize *h* et plus développé que dans la figure

précédente. *o'*, dans le pédicule du gonangium on voit un très jeune œuf qui y pénètre.

6. Un rameau secondaire pour montrer les cellules endodermiques différenciées qui deviennent de jeunes œufs *o*.

PLANCHE XXXIII.

Fig. 1. Hart. $\frac{2}{7}$. Une portion de la tige centrale de la *Campanularia flexuosa* pour montrer les œufs *o* dans l'endoderme de cette tige.

2. Hart. $\frac{3}{7}$. Un gonophore femelle de la même espèce pour montrer l'endoderme non différencié qui s'est reconstitué au-dessous de l'œuf; *end'*, endoderme de nouvelle formation.

3. Tige centrale de la colonie de la *Sertularia pumila* pour montrer les œufs dans l'endoderme.

4. Hart. $\frac{2}{5}$. Tige centrale de la *Gonothyræa Loveni* pour montrer les cellules de l'endoderme différenciées et devenues des ovules *o*.

5. Blastostyle d'un gonangium femelle de la même espèce pour montrer un très jeune gonophore *g* avec deux œufs. Hart. $\frac{2}{5}$.

6. Hart. $\frac{4}{7}$. Polype de la *Podocoryne carnea* vu entre la région des tentacules *t* et celle où bourgeonnent les méduses *m*, pour montrer les œufs dans l'endoderme de la colonie.

7. Hart. $\frac{4}{7}$. Un très-jeune bourgeon de la même espèce qui deviendra une méduse et qui n'est encore qu'un cul-de-sac formé par les parois du corps. *O'*, œufs en train de passer des parois du polype dans l'intérieur du cul-de-sac; *v*, endoderme cilié de la cavité du cul-de-sac.

8. Bourgeon de la même espèce un peu plus avancé; on commence à voir l'invagination de l'endoderme; *a*, parois du corps du polype.

9. Très jeune méduse pour montrer l'invagination de l'endoderme et la formation du manubrium et des canaux rayonnants; *t*, tentacules; *i*, invagination de l'endoderme; *c*, *r*, première apparition des canaux rayonnants.

10. Une cellule ordinaire de l'endoderme du cœnosarc de la même espèce et une autre, qui commence à se différencier. Hart. $\frac{4}{7}$

11, 12, 13, 14. Différenciation de plus en plus accentuée de ces cellules de l'endoderme du polype pour montrer le passage à un ovule.

15. Œuf bien développé.

PLANCHE XXXIV.

Fig. 1. Coupe optique d'un très jeune bourgeon de la *Podocoryne carnea* lorsque ce n'est encore qu'un simple cul-de-sac.

2. Hart. $\frac{4}{7}$. Très jeune méduse de la même espèce pour montrer la forma-

tion du manubrium et des canaux rayonnants; l'ectoderme n'a pas encore commencé à s'invaginer, mais il s'est déjà séparé en deux couches distinctes; *o*, œufs dans les parois du manubrium; *o'*, œufs dans l'endoderme des canaux rayonnants.

3. Jeune méduse de la même espèce plus développée, la couche interne de l'ectoderme s'est invaginée à son tour; *ecto*, ectothèque; *méso*, mésothèque; *endo*, endothèque; *m*, manubrium.
4. Coupe optique du bourgeon précédent; *end*, endoderme du manubrium; *end'*, endoderme des canaux rayonnants; *c*, *m*, cavité du manubrium.
5. Une méduse plus développée de la même espèce pour montrer l'endoderme *end'*, reconstitué au-dessous des œufs; *om*, ombrelle; *t*, tentacule; *p*, pédicule de la méduse qui la rattache au polype.
6. Hart. $\frac{2}{5}$. Méduse presque complètement développée, mais encore enfermée dans l'ectothèque. On voit l'endoderme qui s'est reconstitué au dessous de ses œufs *end'*, et la membrane *a*, que cet endoderme de nouvelle formation a sécrétée et qui ressemble à la lamelle intermédiaire, tandis que la lamelle intermédiaire et l'ectoderme véritables sont réduits à une couche très-mince, *ect*.
7. Une méduse libre de la même espèce pour montrer les œufs dans les parois du manubrium *m*; *v*, voile.
8. Une portion plus grossie de la même méduse pour montrer les œufs dans les parois du manubrium; *end'*, endoderme de nouvelle formation; *ect*, lamelle intermédiaire et ectoderme; *a*, lobe contractile des bords de la bouche portant des pelotes de nématocystes.
9. Un des lobes contractiles des bords de la bouche *a*, pour montrer les nématocystes *b*, portés chacun sur une petite baguette qui s'agite sans cesse.

PLANCHE XXXV.

Origine de l'œuf de l'Obelia geniculata.

Fig. 1. Hart. $\frac{4}{7}$. Une portion de la tige centrale pour montrer les œufs dans l'endoderme.
2. Base d'un gonangium pour montrer un très jeune gonophore et les ovules dans l'endoderme; *b*, blastostyle.
3. Base d'un gonangium pour montrer un très jeune gonophore destiné à devenir une méduse.
4. Hart. $\frac{4}{7}$. Un gonophore un peu plus avancé pour montrer l'invagination de l'endoderme et la formation du manubrium et des canaux rayonnants.
5. Gonophore encore plus développé; *ecto*, ectothèque; *méso*, mésothèque; *endo*, endothèque; *ect*, membrane ectodermique commune qui recouvre l'ensemble des gonophores d'un même gonangium.
6. Une méduse libre vue par en haut; *m*, manubrium vu par transparence de l'ombrelle.
7. Partie centrale de l'ombrelle de la méduse vue par en haut à un plus fort grossissement, pour montrer les ovules dans l'endoderme des canaux rayonnants.
8. Hart. $\frac{2}{7}$. Base d'un calyce vide de l'*Obelia geniculata* pour montrer les

organes de fixation chitineux *f*, sur le fond du calyce; *a*, partie étroite qui fait communiquer la cavité de l'hydranthe avec le reste de la colonie.

9. Base d'un calyce de la même espèce pour montrer les rapports de l'individu nourricier avec ses organes de fixation *f*; *l*, *i*, lamelle intermédiaire.

PLANCHE XXXVI.

Fig. 1. Une portion de la tige centrale de la *Campanularia flexuosa* pour montrer les cellules mères primaires *c*, *m*, dans l'endoderme.

2. Hart. $\frac{4}{7}$. Un très jeune gonophore de la même espèce à la base d'un gonangium; *b*, blastostyle.

3. Hart. $\frac{2}{7}$. Base d'un gonangium de la même espèce pour montrer un très jeune gonophore; *m*, *t*, masse testiculaire; *end'*, endoderme de nouvelle formation; *g'*, gonophore plus avancé vu de face.

4. Hart. $\frac{3}{7}$. Un gonophore mâle de la même espèce pour montrer la couche d'endoderme non différenciée *end'* reconstituée au-dessous de la masse testiculaire *m*, *t*, et la membrane *m* que cette couche d'endoderme de nouvelle formation a secrétée et qu'il ne faut pas confondre avec la lamelle intermédiaire *l*, *i*.

5. Hart. $\frac{3}{7}$. Une portion de la tige centrale de la *Gonothyræa Loveni*, pour montrer les cellules mères primaires *c*, *m*, dans l'endoderme.

6. Un jeune gonophore mâle de la même espèce situé à la base d'un gonangium; *m*, *t*, masse testiculaire par-dessus laquelle passe la lamelle intermédiaire *l*, *i*; *end'*, endoderme de nouvelle formation.

7. Un gonophore de la même espèce encore très jeune; *m*, *t*, masse testiculaire en forme de fer à cheval, et séparée de la cavité gastro-vasculaire par une couche d'endoderme non différenciée reconstituée au-dessous d'elle.

8. Un gonophore un peu plus avancé de la même espèce.

9. Un gonophore complètement mûr; *m*, membrane sécrétée par l'endoderme de nouvelle formation; *a*, formation cellulaire spéciale pour dissoudre la lamelle intermédiaire au moment de l'évacuation des spermatozoïdes.

PLANCHE XXXVII.

Origine des spermatozoïdes de la Podocoryne carnea.

Fig. 1. Hart. $\frac{3}{7}$. Un cul-de-sac formé par les parois du corps du polype et qui deviendra une méduse; *a*, parois du corps du polype; *c*, *m*, cellules mères primaires.

2. Le même plus grossi. Hart. $\frac{4}{7}$.

3. Bourgeon un peu plus avancé pour montrer l'invagination *i* de l'endoderme et la formation des canaux rayonnants.

4. L'invagination de l'endoderme continue. Hart. $\frac{3}{7}$.

5. La couche interne de l'ectoderme s'est invaginée à son tour; *ecto*, ectothèque ; *méso*, mésothèque ; *endo*, endothèque. Hart. $\frac{3}{7}$.

6. Une méduse presque complètement mûre, mais encore enfermée dans l'ectothèque; *m*, *t*, masse testiculaire; *end'*, endoderme de nouvelle formation reconstitué au-dessous de la masse testiculaire ; *a*, membrane sécrétée par cette couche de nouvelle formation et qu'il ne faut pas confondre avec la lamelle intermédiaire.

7. Portion plus grossie d'une méduse devenue libre ; *ect*, ectoderme et lamelle intermédiaire réduits à une couche fort mince qui passe pardessus la masse testiculaire.

PLANCHE XXXVIII.

Développement de l'œuf de la Podocoryne carnea.

Fig. 1. Hart. $\frac{3}{7}$. Un ovule immédiatement après la fécondation.

2. Formation du globule polaire *a*.
3. Segmentation en deux parties.
4. Segmentation en huit; on voit seulement les quatre sphères supérieures.
5. Segmentation en seize parties.
6, 7, 8, 9. Continuation de la segmentation ; mouvements amiboïdes très prononcés des différentes sphères qui cheminent les unes sur les autres
10, 11, 12. On commence à reconnaître la forme de la planula. Les cellules se multiplient par division et deviennent de plus en plus petites.
13. Planula ciliée présentant en deux couches l'endoderme *end* et l'ectoderme *ect*; elle nage librement à l'aide de ses cils vibratiles.
14. Colonie de la *Podocoryne carnea*, vue à un faible grossissement. *A*, individu nourricier; *b*, individu reproducteur ; *h*, hydrorhize.

Paris. — Typographie A. Hennuyer, rue Darcet, 7.



ORGANE EN FORME DE VRILLE. CAMPANULARIA AN[illegible]

Librairie Reinwald



A de Varenne ad nat del Imp Ch Chardon aîné G Mercier

DÉVELOPPEMENT DES SPERMATOZOÏDES



A. de Varenne ad nat. del. — Imp. Ch. Chardon aîné — G. Mercier sc.

DÉVELOPPEMENT DES SPERMATOZOÏDES
VARIÉTÉ DE LA PLUMULARIA ECHINULATA

Librairie Reinwald



A de Varenne ad nat del — Imp Ch Chardon ainé — G Mercier sc

ORIGINE DE L'ŒUF PLUMULARIA ECHINULATA

Librairie Reinwald

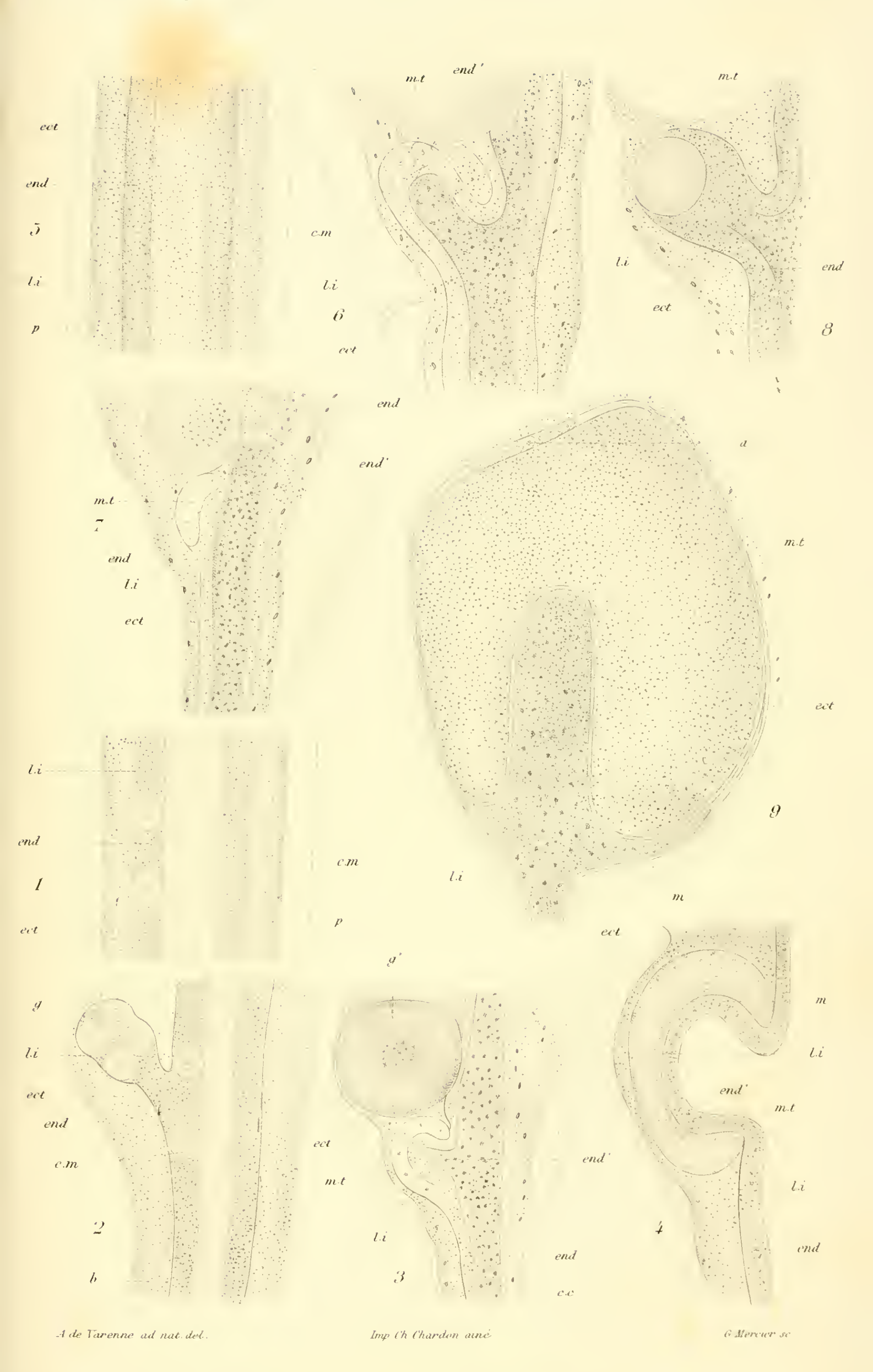


ect m
endo ecto
m meso
cr
o
m
cr
2
o
end
o
ect
3
ecto
end
ecto
end
m
p
cr
ecto
5
4
t
endo
end
meso
end
ecto
om
om
cr
cr
ect
8
end
o
a
9
end
a
o
b
ect
m
end
6
ect
ecto
om
a
1
m

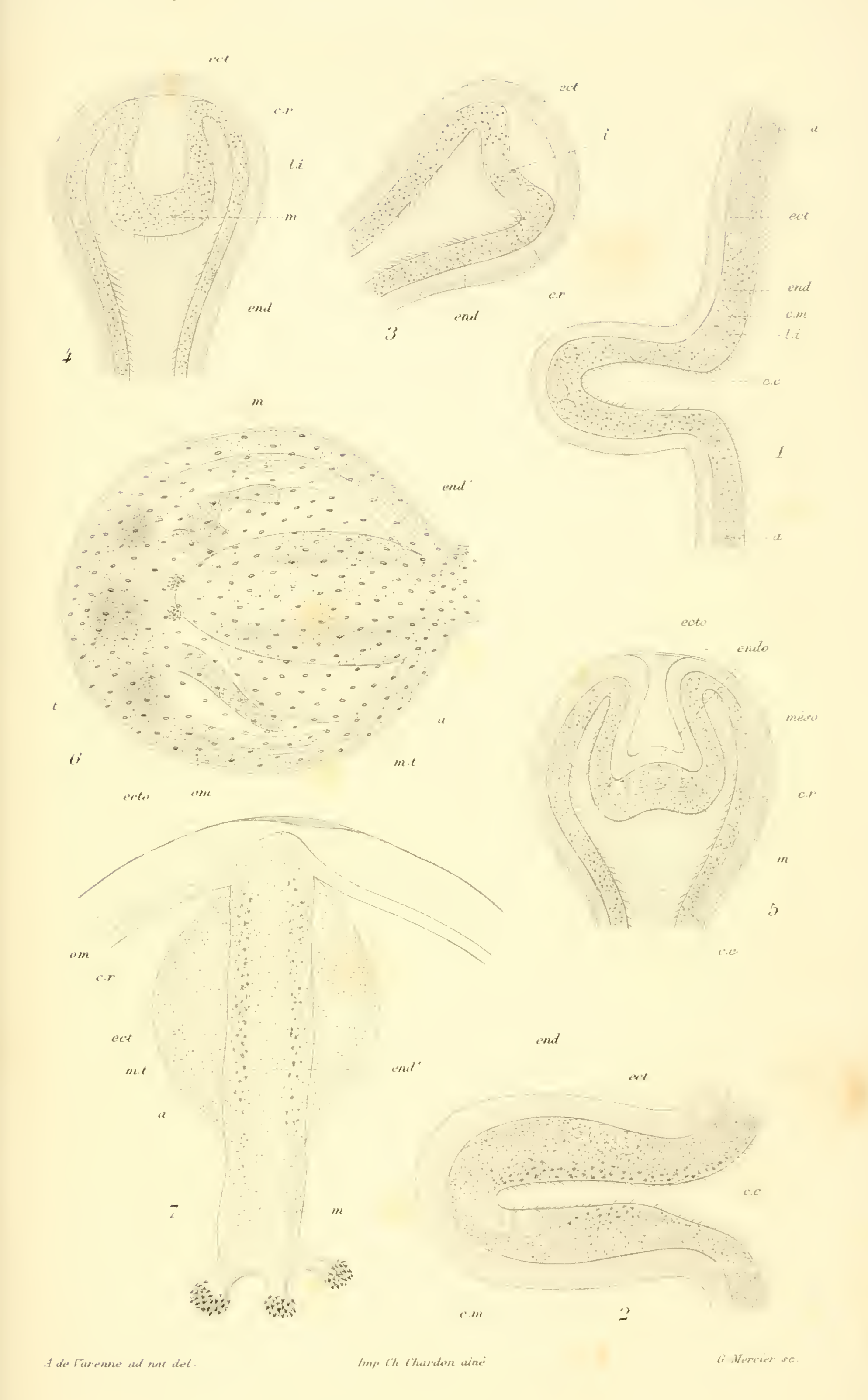


A. de Varenne ad nat. del. Imp. Ch. Chardon ainé G. Mercier sc.

ORIGINE DE L'ŒUF (OBELIA GENICULATA)



ORIGINE DES SPERMATOZOÏDES



A de Varenne ad nat del. Imp Ch Chardon aîné G Mercier sc.

ORIGINE DES SPERMATOZOIDES



A de Varenne ad nat del	Imp. Ch. Chardon aîné	C. Mercier sc

DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF DE LA [illegible] CARNEA


4

$16.80

Jean Rousseau - Girard Librairie



